Pz 260

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XXXV

FASCICULE UNIQUE

Françoise MONNIOT

ASCIDIES INTERSTITIELLES DES CÔTES D'EUROPE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1965

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Pr 260 c 1

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Zoologie

TOME XXXV

FASCICULE UNIQUE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1965

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Frontispice. — En haut, *Psammostyela delamarei* Weinstein dans le sable; — en bas, la même à un plus fort grossissement.

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome XXXV, fasc. unique.

ASCIDIES INTERSTITIELLES DES CÔTES D'EUROPE

par

Françoise MONNIOT
Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum

SOMMAIRE

INTRODUCTION 1

MÉTHODES 5

CHAPITRE I

SYSTÉMATIQUE DES ASCIDIES INTERSTITIELLES :

I. — O. Stolidobranches.

A. *Styelidae*
- *Psammostyela delamarei*, F. Weinstein 1961 11
- *Polycarpa pentarhiza* n. sp. 14
- *Polycarpa arnbackae*, F. Monniot 1964 . 20

B. *Pyuridae*
- *Heterostigma fagei*, C. et F. Monniot 1961 . 23
- *Heterostigma reptans*, C. et F. Monniot 1963 23
- *Heterastigma separ*, A. C. L. 1924. . . . 24
- *Heterostigma gonochorica* n. sp. 27

C. *Molgulidae*
- *Molgula hirta* n. sp. 33
- Formes jeunes de *Molgulidae* 39

II. — O. Phlébobranches.

A. *Ascidiidae*
- *Psammascidia teissieri*, F. Monniot 1962. 42

B. *Corellidae*
- *Dextrogaster suecica*, F. Monniot 1962 . 44

CHAPITRE II

EXAMEN CRITIQUE DE CERTAINES DONNÉES ÉPARSES DANS LA LITTÉRATURE 47

CHAPITRE III

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE 59

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DES *Styelidae* ET DES *Pyuridae* INTERSTITIELLES 67

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

APPORT DES ASCIDIES INTERSTITIELLES AU SCHÉMA CLASSIQUE DE L'ÉVOLUTION BRANCHIALE 83

CHAPITRE VI

LE GONOCHORISME CHEZ UNE ASCIDIE 91

CHAPITRE VII

ÉCOLOGIE :

I. — Le milieu

1° Le sédiment. 99
2° L'eau interstitielle 101
3° Caractères physiques externes influant sur le sédiment et son contenu 103

II. — Observations et expérimentations en aquarium

1° Observations des Ascidies en eau courante dans leur sable d'origine. 105
2° Influence des conditions écologiques en élevage. . . . 108

III. — Recherche raisonnée des milieux favorables : rôle de la faune associée 112

IV. — Les adaptations des Ascidies au milieu mésopsammique : caractéristiques des « Ascidies interstitielles ». 113

V. — Prédateurs et parasites 121

CHAPITRE VIII

INFLUENCE DU MILIEU SUR LE CYCLE ANNUEL ET LA NÉOTÉNIE DES ASCIDIES ENDOPSAMMIQUES :

I. — Les Ascidies interstitielles par rapport aux Ascidies des eaux libres. 125

II. — Développement des Ascidies interstitielles en relation avec les caractéristiques physico-chimiques du milieu . . 126

III. — Action des ions métalliques sur les Ascidies. 128

CHAPITRE IX

CONVERGENCE ENTRE LES ASCIDIES INTERSTITIELLES ET QUELQUES ASCIDIES DES GRANDS FONDS OCÉANIQUES. 137

CHAPITRE X

PLACE DES ASCIDIES INTERSTITIELLES DANS L'ÉVOLUTION GÉNÉRALE DES *Ascidiacea* 145

CONCLUSIONS. 149

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

D'année en année les travaux sur la faune des sables marins acquièrent de nouveaux adeptes. Nous avons nous-même consacré nos premières recherches à l'étude de la microfaune du sable à *Amphioxus* des environs de Banyuls-sur-Mer. Nous avons utilisé différents procédés pour extraire les animaux. Ils avaient le défaut commun de s'appliquer exclusivement à un type d'organisation particulier. L'extraction restait incomplète jusqu'au jour où nous avons employé une méthode beaucoup plus brutale : le lavage en eau courante. Ce procédé s'est immédiatement révélé efficace. Nous avons remarqué dans les résidus de lavage toute une série d'animaux invisibles jusqu'alors et plus particulièrement un élément tubulaire, contractile, incolore, qui ne possédait ni les spicules des Échinodermes, ni la trompe évaginable des Sipuncles, mais dont l'aspect se rapportait à l'un ou l'autre de ces deux phylum.

Ce premier exemplaire fixé et disséqué nous a confirmé une hypothèse que nous avions émise sans trop y croire : ce spécimen libre et mobile était une Ascidie adulte. Sa forme aberrante laissait supposer que sa biologie pouvait être interstitielle.

Toute une série de dragages successifs nous apporta quelques individus de même type. Les essais d'anesthésie, puis de dissection, assez peu réussis alors, nous engagèrent à poursuivre nos récoltes avant d'entreprendre une étude morphologique qui s'annonçait délicate.

A la fin de l'été, les animaux adultes se raréfiaient tandis que les jeunes devenaient abondants, puis ils disparurent complètement. Nous avons entrepris alors des dissections systématiques. Nous nous sommes rapidement aperçue que nous n'avions pas une espèce unique, mais deux sortes d'individus, plus nettement différenciables une fois fixés. Les uns opaques appartenaient aux *Styelidae* et nous les avons placés dans un nouveau genre : *Psammostyela delamarei ;* les autres avaient une position systématique plus discutable puisqu'ils possédaient des stigmates branchiaux spiralés comme chez les *Molgulidae*, mais n'avaient pas de rein. Nous avons placé notre nouvelle espèce dans les *Pyuridae*, dans un genre créé par Ärnbäck-Christie-Linde, pour un animal de même type, en lui donnant le nom de *Heterostigma fageï*.

Nous possédions donc deux petites Ascidies, vivant dans le sable, appartenant à deux familles très différentes : les *Styelidae* et les *Pyuridae*, et pourtant si semblables que nous ne les avions pas différenciées au départ. Il devenait indispensable de déterminer quels milieux pouvaient coloniser ces animaux, puisque jusqu'alors aucune Ascidie endopsammique n'avait été signalée, malgré les examens attentifs de très nombreux chercheurs spécialisés dans l'étude des sables.

La prospection systématique des fonds devait permettre de définir le sédiment peuplé de ces Ascidies. Il devenait nécessaire de connaître la dispersion de formes aussi adaptées.

Au moment où s'effectuaient ces premières recherches, notre centre d'intérêt restait axé sur la biocénose des sables à *Amphioxus* et ces sédiments

Source : MNHN, Paris

ont été prospectés en premier lieu. Nous avons eu la chance que ceux-ci correspondent à peu près exactement aux exigences de nos petites Ascidies et qu'elles y soient bien représentées. Aucun autre fond ne s'est montré favorable à Banyuls. Il restait à préciser les caractéristiques physico-chimiques des fonds abritant les Ascidies interstitielles afin de les rechercher sur d'autres côtes.

Les techniques essentielles de récolte et de détection des fonds étant mises au point, nous devions étudier les animaux à tous les points de vue : morphologique, systématique, écologique et évolutif.

La morphologie et la systématique seront successivement envisagées, en considérant non seulement les premières espèces découvertes, mais également celles qui ont été trouvées ultérieurement en Europe.

De nombreuses questions viennent à l'esprit en présence d'un groupe découvert pour la première fois dans le sable. La plus fondamentale consiste à se demander si l'on se trouve réellement en présence d'animaux « interstitiels ». Pour cela il faut déterminer les critères qui permettent de différencier un animal qui vit dans une microcavité d'une forme simplement fouisseuse. Remane, et son école, se sont attachés à démontrer l'importance du monde endopsammique. Ils en ont donné les caractères essentiels. La succession des travaux de même ordre a nécessité une plus grande précision dans la définition de l'adjectif « interstitiel ». Delamare Deboutteville et Swedmark ont tous deux exprimé ce qui permettait de dire qu'un animal était interstitiel, mais en donnant les limites d'utilisation de ce terme plutôt qu'une définition précise.

Nous admettrons pour notre part, et nous croyons en cela suivre l'avis général, qu'un animal a un mode de vie interstitiel quand sa taille lui permet de se loger dans un interstice, quand il se nourrit de particules en suspension dans l'eau ou fixées à la surface des grains, vivantes ou non, quand il se reproduit dans le sable. Ses déplacements ne doivent pas occasionner de modifications dans la disposition des grains de sable les uns par rapport aux autres. Ces animaux « interstitiels » peuvent être libres et mobiles, fixés temporairement ou fixés en permanence.

Nous verrons dans quelle mesure les petites Ascidies de sable se conforment à cette définition générale.

Les Ascidies interstitielles sont-elles nombreuses et diversifiées ? Il est étonnant qu'elles n'aient jamais attiré l'attention des biologistes marins, surtout sur les côtes européennes dans les stations les plus connues, c'est-à-dire à l'emplacement même des laboratoires les plus anciens tels que Kristineberg, Banyuls et Roscoff. L'insuccès de nos collègues dans la recherche de ces animaux, même à ce jour, doit avoir des causes techniques et ce travail a aussi le but de les aider à retrouver les animaux qui les intéressent.

En effet, en dehors des curiosités d'adaptation réalisées, les Ascidies interstitielles ont des intérêts multiples :

— Elles font partie d'une biocénose stricte, en dépendant étroitement de la faunule qui leur est associée.
— L'étude de leur développement pourra éclairer quelques problèmes restés sans solution pour de plus grosses Ascidies appartenant aux mêmes familles.

Source : MNHN, Paris

— Les adaptations à la vie dans les sédiments meubles existent déjà chez les jeunes, ou apparaissent au cours du développement.

— Il est naturel de se demander également comment un groupe aussi ancien que les Ascidies, toujours cité en exemple d'une évolution presque terminée, peut donner naissance à des formes si particulièrement adaptées à un milieu qui, en principe, devrait leur être défavorable.

Le but essentiel de ce travail ne consiste pas à faire exclusivement une étude systématique d'un groupe nouveau. Nous nous attacherons surtout à donner une idée de la diversité des familles et des types d'organisation des petites formes psammiques, à montrer comment on peut les rechercher à partir de leurs exigences biologiques, et quel est leur cycle de développement, obligatoirement modifié par rapport à celui des espèces vivant en eau libre.

Remarque :

Nous ne donnerons pas dans ce travail une bibliographie complète des travaux effectués sur la faune interstitielle. Ces références peuvent être facilement retrouvées dans quelques ouvrages principaux dont nous donnons la liste ci-dessous. Nous donnerons en infrapaginales les références des articles auxquels le texte fait plus particulièrement allusion, et en fin de chapitre la bibliographie qui ne concerne pas particulièrement la faune interstitielle (dans ce dernier cas, s'il existe des ouvrages généraux comprenant eux-mêmes un grand nombre de références, nous ne reprenons que les plus importantes).

Delamare Deboutteville (C.), 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Suppl. Vie et Milieu*, n° 9 (740 p.) Hermann ed. Paris.

Monniot (F.), 1962. — Recherches sur les graviers à Amphioxus de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, **13**, 2, (231-322).

Renaud-Debyser (J.), 1962. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas). *Suppl. Vie et Milieu*, n° 15, (1-157).

Swedmark (B.), 1964. — The interstitial fauna of marine sand. *Biol. rev.*, **39**, (1-42).

Thorson (G.), 1957. — Bottom communities (sublittoral and shallow shelf). *Geol. soc. America Mem.*, **64**, 1, (461-534).

Au cours de travaux sur les sables grossiers, nous avons eu la chance de découvrir un nouveau phylum pour le monde endopsammique, celui des Ascidies interstitielles qui nous fournit le sujet de ce travail.

Nous remercions Monsieur le Professeur Prenant d'avoir accepté de présider le jury de notre thèse et de s'être intéressé à un groupe nouveau pour la faune psammique, à laquelle il a consacré une grande partie de ses recherches.

Nous remercions très vivement Monsieur le Professeur Dracii qui, le premier, a su nous donner le goût de la recherche et nous a orientée vers l'océanographie biologique; il s'est intéressé à nos premiers résultats nous engageant à continuer et à suivi constamment les progrès de notre travail.

Source : MNHN, Paris

La réalisation de cette thèse à partir de notre découverte des Ascidies interstitielles est due aux encouragements de Monsieur le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE qui, non seulement nous a fourni tous les moyens matériels dont il disposait pour mener à bien nos recherches, mais nous a toujours fait profiter, sans réserves, de sa grande expérience de la microfaune. Nous tenons à le remercier tout particulièrement ici de ses conseils et de la très grande gentillesse qu'il a toujours manifestée à notre égard.

Nous devons beaucoup aux Directeurs des Laboratoires Marins qui ont bien voulu nous accueillir en nous faisant profiter de toutes les facilités propres à leurs stations : nous les en remercions vivement. Monsieur le Professeur TEISSIER nous a permis de séjourner à Roscoff aussi souvent que nous le lui avons demandé. Monsieur le Professeur PETIT nous a reçue plusieurs années de suite à Banyuls, avant même la fin de nos études. Monsieur le Professeur SWEDMARK nous a accueillie dans son laboratoire, s'inquiétant personnellement de nous procurer les facilités maximales pour les sorties en mer et le travail au laboratoire, nous lui en sommes extrêmement reconnaissante. Nous remercions également Messieurs les Professeurs THORSON et BRATTSTRÖM de leur hospitalité et du souci qu'ils ont manifesté pour nous permettre le plus grand nombre possible de récoltes.

Nous remercions tout spécialement les chercheurs du laboratoire d'Écologie du Muséum qui ont amicalement accepté de sacrifier une partie de leur temps pour nous aider à réaliser les photographies de cette thèse, grâce à leurs compétences : Madame CERCEAU-LARRIVAL, Monsieur SAINT-GIRONS, Monsieur VANNIER. Je n'aurai garde d'oublier dans mes remerciements tous mes camarades, de Banyuls, de Roscoff et du Muséum qui ont contribué à ce travail par l'ambiance amicale qu'ils ont su entretenir.

Je dois beaucoup au Centre National de la Recherche Scientifique qui m'a accordé la mission demandée pour étudier les côtes scandinaves.

Source : MNHN, Paris

MÉTHODES

Bien que nous ayons déjà eu l'occasion de donner quelques indications à ce sujet (F. Monniot, 1962) nous pensons qu'il est nécessaire, dans cette étude monographique, de fournir des renseignements précis et développés sur les méthodes utilisées. En effet, depuis la découverte de la première Ascidie interstitielle, de nombreux zoologistes se sont intéressés à ces animaux. Ils ont recherché ces petites formes, la plupart du temps sans succès. Certains nous ont fait part de leur déception. Nous croyons que ces échecs sont dus essentiellement aux méthodes mises en œuvre par ces Chercheurs. Nous préciserons donc ici quelques détails indispensables à la récolte des animaux.

1) *La récolte.*

Les Ascidies interstitielles vivent dans des sédiments très meubles assez grossiers, de la zone infralittorale. La récolte peut s'effectuer selon deux procédés : la drague et la plongée.

La drague

Le moyen de récolte auquel on pense tout d'abord est évidemment la drague. Il en existe deux types qui peuvent être utilisés séparément ou simultanément : les dragues à cadre lourd qui pénètrent dans le sédiment, ou les dragues légères.

Pour les dragues lourdes, que le cadre soit rond (Rallier-Du Baty) ou rectangulaire, le principe d'utilisation est le même : le cadre lourd s'enfonce dans le sédiment meuble et celui-ci est amassé dans la poche de la drague. Cette dernière est constituée d'un filet à mailles assez larges et solides, doublé intérieurement d'une toile (type toile à sac). Nous avons modifié légèrement la drague rectangulaire en adaptant obliquement, sur les deux côtés les plus longs, un peigne découpé dans une plaque de fer épais. La pénétration dans le sédiment se trouve très nettement améliorée.

Les deux dragues, rondes ou rectangulaires ont été utilisées et donnent des résultats similaires. Elles ont l'inconvénient de ne prélever que peu de sable profond par rapport à la quantité de sable de surface. Un autre ennui provient du lavage du prélèvement au cours de la remontée sur le bateau, et du tassement dans la poche de la drague. Mais ceci peut être amélioré avec quelques précautions.

La benne a été essayée, mais les résultats se sont révélés si mauvais que nous avons abandonné cette méthode. Les graviers, trop grossiers pour ces sortes d'instruments, en bloquent la fermeture. La surface de sédiment atteinte à chaque opération ne permet d'obtenir que très rarement les animaux recherchés.

En fait, le tri reste de toutes façons l'opération la plus fastidieuse. Il doit être effectué dans les 21 heures qui suivent le dragage, sinon les

Source : MNHN, Paris

animaux meurent. Le tassement du sable est toujours très important après les manipulations dont il est l'objet. L'extraction des Ascidies s'effectue par lavage sur filet à plancton de petites portions de sable. Il nécessite de grandes quantités d'eau de mer et surtout beaucoup de temps. Il abîme peu les animaux mais provoque une contraction durable. Ceci devient très gênant quand on dispose de peu de temps. Les fixations d'Ascidies dans cet état de contraction donnent de très mauvais résultats et sont la plupart du temps inutilisables. Il est absolument nécessaire de remettre les animaux en eau courante pour obtenir leur extension. Elle se produit entre 12 et 24 heures. Si l'on compte encore le temps d'anesthésie, il est évident que 48 heures au moins sont nécessaires, dans les meilleures conditions, pour l'exploitation d'une station. Mais, bien souvent, il faut effectuer plusieurs dragages successifs, et ajouter le temps de tri correspondant avant de trouver l'animal recherché. Dans une localité bien définie, on peut compter sur 3 ou 4 Ascidies par coup de drague, à la saison convenable.

La drague légère permet de travailler très différemment. Le but essentiel est de supprimer le plus possible le tri ce qui diminue aussi le temps réservé à l'extension des animaux qui ont subi moins de manipulations. Il existe un type de drague traîneau, sur patins, ou « detritus sledge ». Nous l'avons utilisée pour la première fois à la station marine d'Helsingor (Danemark) (1).

Cette drague est une adaptation du système de Mortensen 1925. Elle a été utilisée par Remane 1933 et Thorson 1957. C'est avec des modifications apportées par Ockelmann que nous l'avons utilisée. Nous remercions ici ce collègue des précieux renseignements qu'il nous a fournis et de son aide pour l'obtension d'un modèle identique au sien, entièrement en duralumin.

Cette drague, très légère, glisse sur le fond, plat ou irrégulier. On attache sur le câble de traction un système permettant de brasser le sable : triangle métallique lourd, chaînes, griffes, etc., suivant la nature du sédiment. Le sable est soulevé en nuages. Les animaux mis en suspension flottent un peu plus longtemps que les particules minérales plus denses, et se trouvent pris pendant leur descente dans le filet traîné dans le cadre de la drague, au ras du sédiment. Le filet est amovible et il est très facile d'en avoir un jeu dont les mailles sont de dimensions différentes. Les animaux ainsi récoltés sont en parfait état. Très peu de particules sableuses pénètrent dans la drague. En choisissant convenablement l'ouverture des mailles, on ne conserve dans le filet que des granules de taille presque égale ou supérieure aux animaux recherchés. Les plus fins passent à travers le filet, les plus grossiers retombent trop vite sur le fond pour être ramassés en abondance.

Il y a pourtant un cas où les avantages que nous venons de citer sont en défaut ; lorsque le fond est couvert même partiellement de débris organiques. En fait, pour le milieu qui nous intéresse, cette éventualité est peu fréquente.

Nous avons beaucoup employé la « detritus sledge », pour de nombreuses raisons :

— Il est possible de savoir immédiatement après la remontée de la drague, en observant rapidement le contenu du filet, si le dragage est

(1) Mission C. N. R. S. 1962

Source : MNHN, Paris

réussi ou non, et si les animaux recherchés sont présents. Ceci est évidemment impossible si l'on rapporte le sédiment *in toto*.

— Le tri est beaucoup plus rapide et s'effectue en général sans lavage préalable du contenu du filet, puisque ce tri a été effectué en grande partie au fond.

— Les animaux ne sont ni écrasés, ni frottés, donc beaucoup moins contractés.

— Le poids réduit de la « detritus sledge » permet de n'utiliser qu'un très petit bateau et de la remonter à la main sans effort.

Enfin si l'on manque de temps ou de place on concentre le résidu du dragage dans un bocal et l'on peut même fixer à bord, réservant le tri à une période ultérieure. Il est certain que cet avantage devient énorme quand il n'y a pas de laboratoire marin à proximité.

Pourtant la « detritus sledge » a des inconvénients, elle aussi : les animaux qui agglomèrent les grains de sable sont difficilement mis en suspension, ou retombent avant le passage du filet. Le réglage de la distance entre la drague et l'engin pénétrant le sable attaché sur son câble est délicat et nécessite des essais. Pour des sédiments très grossiers, la difficulté est due cette fois au système de mise en suspension du sédiment : il est difficile d'attacher à une drague très légère un engin forcément très lourd pour pénétrer un gravier assez grossier.

De toutes façons, il est très intéressant d'employer simultanément les deux types de dragages pour une récolte meilleure quand on en a la possibilité.

La plongée

La récolte directe paraît peu réalisable pour des animaux interstitiels, et pourtant nous sommes arrivée à la mettre en pratique. Le plongeur en scaphandre autonome (Cousteau-Gagnan), allongé sur le fond peut effectuer exactement les mêmes opérations que la « detritus sledge ». Le sédiment est très meuble, il est donc facile de prélever une poignée de sable et de la disperser dans l'eau. Le sable est propre, et les particules animales ou minérales deviennent très visibles. Avec un peu d'habitude, on distingue alors assez facilement des animaux ayant une taille de l'ordre du millimètre. Il suffit de les récolter pendant leur chute. Les Ascidies qui possèdent un rhizoïde long sont très facilement repérables.

Le sédiment à nouveau déposé, les animaux couverts de graviers deviennent extrêmement visibles puisqu'ils constituent de petits blocs dépassant sensiblement la granulométrie moyenne.

En dehors de cette récolte sélective, le plongeur a toute latitude pour prendre un échantillon complet du milieu à l'endroit convenable.

L'aspect du fond est très important. Il est assez caractéristique pour que l'on puisse reconnaître *a priori* s'il peut héberger ou non la faune recherchée.

Le plongeur peut surtout se rendre compte facilement du mode de vie des animaux et de leur place dans le sédiment.

Le contrôle du fonctionnement des dragues et le réglage du « train de pêche » s'effectuent aussi en plongée.

Source : MNHN, Paris

2) *Le tri.*

Il est absolument nécessaire. Il n'est pas possible d'examiner directement une fraction de sédiment sous la loupe binoculaire pour en extraire la matière vivante. Il faut d'abord éliminer une grande partie des particules minérales.

Le procédé que nous avons retenu est le suivant : on prend dans le fond d'un bocal d'un litre environ, une fraction de sédiment (1/4 ou 1/5 de la hauteur du récipient). On lave en envoyant un fort courant d'eau de mer dans le sable jusqu'au remplissage du bocal, pour mettre en suspension les éléments les plus légers. On jette rapidement toute la partie supérieure du liquide sur un filet à plancton. Les animaux sont entraînés, le sable reste. Cette opération doit être répétée plusieurs fois pour le même échantillon de sédiment. Le résidu récolté sur le filet est déposé dans des boîtes de Pétri contenant de l'eau de mer. Le tri s'effectue alors à la pipette. Il est possible aussi de fixer les animaux une fois concentrés, mais le tri est beaucoup plus difficile en présence d'animaux immobiles et décolorés.

3) *Anesthésie et fixation.*

Le seul anesthésique efficace pour les Ascidies est, paraît-il (Lacaze-Duthiers), le chlorhydrate de cocaïne à 25 grammes au litre. Le prix élevé de ce produit et les difficultés pour se le procurer nous en ont interdit l'emploi. Nous n'avons pu trouver pour les Ascidies aucun agent chimique vraiment efficace. Nous avons essayé toutes sortes de recettes pour Vertébrés et Invertébrés. Nous nous sommes arrêtée finalement à une solution de « Ms 222 » (utilisée pour les petits vertébrés) additionnée de quelques cristaux de menthol (efficace chez les Mollusques). Les résultats sont variables selon la température, bons pour les *Pyuridae* et les *Molgulidae* assez mauvais pour les *Styelidae*. L'anesthésie est réversible dans une certaine mesure, mais elle est très lente.

La fixation est effectuée dans le liquide de Bouin Duboscq chaud, ce qui assure une meilleure pénétration à travers la tunique. Nous avons employé aussi le Bouin alcoolique (meilleur pour les jeunes), le formol à 10 %, le Helly, etc. Le Halmi donne de bons résultats pour l'étude histologique. Il est pratique pour les dissections par la coloration des animaux qu'il produit et le durcissement des tissus; mais conservés ensuite en alcool, les animaux deviennent rapidement cassants. Le fixateur le plus pratique, aussi bien pour l'étude morphologique que pour l'histologie reste le Bouin.

4) *Techniques d'étude des animaux fixés.*

a) La dissection.

Nous avons essayé au début, de conserver la tunique des animaux et de les ouvrir simplement en deux dans le plan dorso-ventral. Cette méthode a l'avantage de conserver une certaine rigidité à la dissection et de déterminer très exactement l'emplacement des organes (1). Mais l'observation est très

(1) Cette méthode semble bien avoir été employée par Arnbäck-Christie-Linde, étant donné le mode de présentation de ses figures.

Source : MNHN, Paris

difficile : la profondeur du champ d'observation nécessite un éclairage très délicat, et la tunique, opacifiée par le fixateur, ne peut permettre l'observation des détails branchiaux par transparence. Nous sommes donc revenus aux méthodes classiques pour les Ascidies : la tunique est entièrement enlevée, le corps ouvert d'un siphon à l'autre le long de l'endostyle. La branchie est extraite en entier en coupant successivement les ponts dermato-branchiaux, tandis que le reste du corps est épinglé par des minuties sur une couche mince de paraffine. La branchie est colorée et montée au baume du Canada, ce qui est souvent nécessaire aussi pour le reste du corps. De toutes façons les préparations sont permanentes et beaucoup plus faciles à réutiliser que les animaux en tubes.

La coloration *in toto* prend mal; elle est inutile de toutes façons puisqu'il faut monter tout de même la branchie séparément et le plus possible à plat.

C'est par une série d'essais sur des Ascidies communes que nous avons déterminé les colorants à employer. La coloration rouge est de beaucoup la plus visible pour les tissus aussi fins que les branchies. Elle doit être précise. H. DE LACAZE-DUTHIENS employait le carmin. Nous l'avons essayé : le carmin acétique ne donne pas une coloration très intense, mais il ne provoque aucune contraction tissulaire. Nous ne l'avons pourtant pas retenu. Nous avons préféré une solution d'hématéine dans l'alun de potasse, additionnée d'un peu d'acide acétique. Cet hémalun acide a l'avantage de colorer le cytoplasme en rose et les noyaux en rouge très foncé. Les images branchiales deviennent alors très précises sous le microscope et il est possible de voir la différence entre la lame fondamentale, l'épithélium cilié des stigmates, les vaisseaux sanguins, les points bourgeonnants, etc. Malheureusement les contractions sont souvent difficiles à éviter, surtout pour les espèces dont la branchie est riche en fibrilles musculaires. Le montage au baume du Canada doit être effectué sans passage des tissus dans le toluène qui provoque des contractions importantes. Ce liquide est avantageusement remplacé par l'alcool butylique. La même coloration appliquée au reste du corps colore peu le manteau, intensément le tube digestif et les gonades. Les conduits génitaux, invisibles avant le traitement, apparaissent nettement.

b) HISTOLOGIE.

Les animaux ont été inclus en entier, ou simplement débarrassés de leur tunique, chargée parfois de particules siliceuses. La taille réduite de ces Ascidies facilite la sériation des coupes, indispensable pour une reconstitution totale. L'orientation est réalisée grâce à une double inclusion gélose-paraffine selon la méthode de CHATTON. Les colorations employées sont celles de topographie normale, trichromiques. L'hématoxyline ferrique-éosine-vert lumière de PRENANT donne d'excellents résultats, mais cette technique est longue et nécessite des différenciations. Nous lui avons préféré un procédé plus rapide : l'Hemalun-picro-indigo-carmin de MASSON. En principe, le picro-indigo-carmin devrait différencier l'imprégnation à l'hémalun et diminuer la précision de la coloration nucléaire. En réalité, l'addition d'acide acétique dans l'hémalun le fixe et il n'y a aucune décoloration par le traitement ultérieur. Les préparations effectuées depuis plusieurs années n'ont subi aucune décoloration. On obtient ainsi le cytoplasme rose, les noyaux violets, les nucléoles noirs, les muscles et les lipides verts, les mucus bleus. Les limites des organes sont donc très nettes. De plus, la

Source : MNHN, Paris

coloration dure en tout 10 minutes. Les coupes ont été effectuées à 5 µ d'épaisseur.

L'examen des coupes sériées permet d'étudier la disposition de tous les tissus, sauf lorsque la branchie, trop plissée et trop ajourée, ne peut pas être reconstituée. C'est ce qui a rendu la dissection absolument nécessaire dans tous les cas, même pour de très petites formes, les jeunes par exemple.

5) *Les élevages.*

L'élevage a été tenté et partiellement réussi pour les *Styelidae* et les *Pyuridae*, en eau courante, dans une faible épaisseur de sédiment (5 cm). Un courant d'eau assez violent est nécessaire, d'une part pour rendre le sable meuble et éviter le tassement dû aux vibrations, d'autre part pour limiter l'extension des bactéries anaérobies. Nous reverrons les problèmes d'élevage dans un chapitre ultérieur.

6) *Etude physicochimique du milieu.*

Elle fera l'objet d'un chapitre spécial.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

SYSTÉMATIQUE DES ASCIDIES INTERSTITIELLES

Nous emploierons, pour la partie systématique de ce travail, la classification actuelle, adoptée dans le traité de zoologie de GRASSÉ. Selon cette classification, admise par tous les spécialistes, la classe des *Ascidiacea* se divise en trois ordres : les *Aplousobranchiata*, représentés exclusivement par des Ascidies composées et dont nous ne nous occuperons pas ici, les *Phlebobranchiata* (familles des *Diazonidae, Cionidae, Perophoridae, Ascidiidae, Corellidae, Agnesiidae, Hypobythiidae*), et les *Stolidobranchiata (Botryllidae, Styelidae, Pyuridae, Molgulidae)*.

Les deux ordres d'Ascidies simples *Stolidobranchiata* et *Phlebobranchiata* ont des représentants interstitiels dont nous donnerons les caractéristiques. Cette coupure systématique correspond à deux types d'adaptation, en fait bien différents.

I. — ORDRE DES STOLIDOBRANCHIATA

A. — FAMILLE DES STYELIDAE

1° **Psammostyela delamarei** Weinstein 1961 (fig. 1 et 1).

Il s'agit de la première forme découverte (1). Cette petite *Styelidae* interstitielle est représentée en assez grande abondance dans les graviers de la « Côte Vermeille » : Argelès, Cap Oullestreil, Elmes, Banyuls, Troc, Cap d'Abeille et Cap Rederis. Elle a été retrouvée ensuite par H. MASSÉ à Marseille. Cette forme, qui nous avait paru tout à fait originale et exceptionnelle, a donc une répartition étendue en Méditerranée occidentale. De plus, nous avons trouvé trois exemplaires d'une petite forme tout à fait semblable dans le fjord de Bergen en Norvège. Ces exemplaires présentaient tous les caractères de *Psammostyela delamarei*, mais ils étaient en très mauvais état. Nous les attribuons provisoirement à la même espèce. L'espèce, ou tout au moins le genre, aurait donc une répartition relativement large.

Nous rappellerons, en premier lieu, les caractères anatomiques de cette espèce, puis nous essaierons de donner un aperçu du développement et du cycle biologique; nous parlerons ensuite du mode de vie et de l'écologie. Enfin, nous tenterons, par une comparaison avec d'autres *Styelidae* psammicoles, de situer le genre dans la famille des *Styelidae*.

---

(1) WEINSTEIN (F.), 1961. — *Psammostyela delamarei* n.g., n. sp., Ascidie interstitielle des sables à *Amphioxus*. *C.R. Acad. Sci.*, 252 (1843-1844). — MONNIOT (F.), 1962. — Recherches sur les graviers à *Amphioxus* de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, 13, 2, (296-301).

Source : MNHN, Paris

Psammostyela delamarei mesure 2 à 3 mm. Son corps ovoïde possède des siphons opposés coniques. Il est protégé par une tunique assez mince, lisse mais peu transparente. Souple, elle peut se plisser et suivre tous les mouvements du manteau auquel elle adhère étroitement. Ce caractère est très important et explique les possibilités de mouvements de cette petite espèce. Il ne s'agit pas d'un caractère spécifique, ni même générique, on le retrouve chez les *Pyuridae* interstitielles (g. *Heterostigma*), mais nous le signalons en raison de son importance. La tunique porte généralement un seul rhizoïde fixé ou non à un gravier (fig. 1), et dont le rôle n'a pas pu être défini. S'il est cassé ou arraché, il n'est pas régénéré.

Les caractères internes ne sont pas aussi originaux que l'on aurait pu le supposer pour un animal aussi adapté. Ils sont, en effet, très caractéristiques de la famille des *Styelidae* à laquelle appartient notre espèce. Chaque organe est un peu adapté et c'est l'addition de toutes ces modifications de faible importance qui aboutit à faire de cet animal une forme vraiment interstitielle (fig. 1).

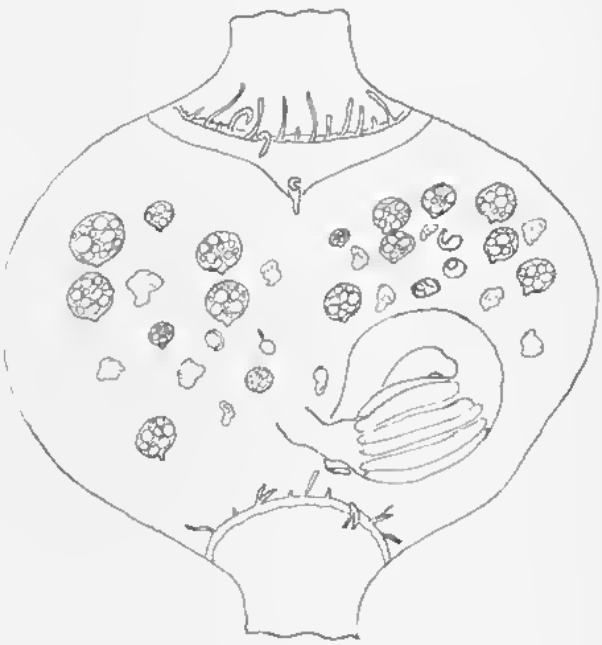


Fig. 1. — *Psammostyela delamarei* : face interne du manteau.

Le manteau est épais. Il contient de nombreuses granulations de ptérines. Dans son epaisseur sont placées deux couches de fibres musculaires bien individualisées et continues. La couche externe se compose de fibres circulaires disposées en sphincter au niveau des siphons, et dont les anneaux successifs recouvrent tout le corps d'un siphon à l'autre. La couche interne est formée de fibres longitudinales partant des siphons. Du côté ventral, ces fibres ont une longueur égale aux deux tiers de la longueur du corps. Latéralement elles partent des deux siphons, s'entrecroisent et dorsalement les fibres ne sont pas interrompues d'un siphon à l'autre.

Source : MNHN, Paris

Les tentacules coronaux simples, arqués, sont isodiamétriques, leur extrémité est arrondie. Leur nombre varie de 12 à 18; il peut y en avoir de deux ou trois ordres. Un mince velum s'étend à leur base.

Il existe aussi un velum atrial, plus large que le velum cloacal. Il porte à sa base, de façon irrégulière, quelques tentacules atriaux, allongés, simples. Parfois deux de ces tentacules partent du même point, ce qui donne l'impression de tentacules bifurqués (fig. 1).

Le raphé est droit, entier, élevé, surtout à proximité de l'œsophage. Le tubercule vibratile est petit, arrondi, ou ovale, fermé en bouton ou ouvert en C sur le côté gauche.

La branchie est très simple, typique de la famille des *Styelidae*. La lame fondamentale est percée de stigmates droits, quadrangulaires, assez courts, régulièrement disposés. Des sinus longitudinaux la parcourent depuis le sillon péricoronal jusqu'à l'entrée de l'œsophage où ils se resserrent. Ils sont munis d'une lame membraneuse peu élevée. Ces sinus se groupent en deux plis de chaque côté de la branchie, séparés par un sinus isolé. On a généralement à partir du raphé un groupe de quatre à six sinus resserés en plis, puis un sinus isolé (exceptionnellement deux chez les animaux de très grande taille), à nouveau un pli de trois ou quatre sinus, un sinus isolé et l'endostyle. Ceci correspond à la disposition classique à quatre plis des *Styelidae*.

Il existe des sinus transverses de premier ordre, assez larges, qui séparent nettement les rangées de stigmates. Des sinus transverses de deuxième ordre sont surtout localisés dans la partie la plus antérieure de la branchie près du sillon péricoronal.

La branchie de *Psammostyela delamarei* a une taille importante par rapport au volume général de l'Ascidie. Nous avons observé que pour des animaux fixés, en extension totale, comme pour la plupart des *Styelidae*, la branchie n'est pas étendue comme cela se produit normalement chez d'autres familles d'Ascidies : les plis sont saillants à l'intérieur du sac branchial. Sous le sillon péricoronal se forme un pli transversal qui s'enfonce, lui aussi, dans la cavité respiratoire. La fixation accentue le phénomène. Il est donc extrêmement difficile d'obtenir des préparations planes et claires. Le tissu branchial est assez épais et contient de très nombreux noyaux, ce qui opacifie encore les images. Nous étudierons plus loin comment se développe la branchie chez le jeune.

Le tube digestif se compose d'un œsophage large mais court, d'un estomac peu plissé muni d'un cœcum pylorique externe bien individualisé, placé au tiers postérieur de l'estomac. Celui-ci est entièrement situé sous la branchie dont le fond s'aplatit à son contact. L'intestin remonte à gauche du corps en une courte boucle fermée puisque le rectum passe sous l'estomac. L'anus est simple (fig. 1).

Les polycarpes arrondis, hermaphrodites, sont petits et nombreux pour la taille générale de l'animal et semblables à ceux que l'on trouve chez les espèces du genre *Polycarpa*. Ils sont munis d'un très court oviducte dirigé vers le siphon cloacal. La partie mâle est externe, située entre le manteau et la partie femelle. Les polycarpes sont disposés sans ordre sur la surface du manteau (fig. 1). Les endocarpes sont peu nombreux, globuleux mais non pédiculés. Ils sont dispersés entre les gonades. Les intervalles entre les polycarpes et les endocarpes sont occupés par des œufs en cours de maturation ou des têtards.

Source : MNHN, Paris

2° Polycarpa pentarhiza, n. sp. (fig. 2 et 3).

Cette petite *Styelidae* a été récoltée à la drague dans les sables grossiers littoraux de Banyuls-sur-Mer, à faible profondeur (Troc 20 mètres, Elmes 7 mètres). Les stations sont celles où l'on a trouvé les deux espèces interstitielles : *Psammostyela delamarei* Weinstein et *Heterostigma fagei* C. et F. Monniot. Au cours de différents dragages, nous avons obtenu cinq exemplaires adultes de cette nouvelle espèce. L'habitus ne correspond pas à celui des espèces interstitielles récoltées dans les mêmes stations : tous les animaux étaient couverts d'un revêtement continu de fins graviers de dimensions sensiblement égales. Les mesures que nous allons donner comprennent les siphons étendus, mais non les rhizoïdes. Nous obtenons ainsi : 3,8 mm; 1 mm; 5 mm; 5,6 mm; (8,6 mm). (La dernière mesure est donnée à titre indicatif mais l'échantillon avait subi une dilatation énorme de la tunique après fixation.)

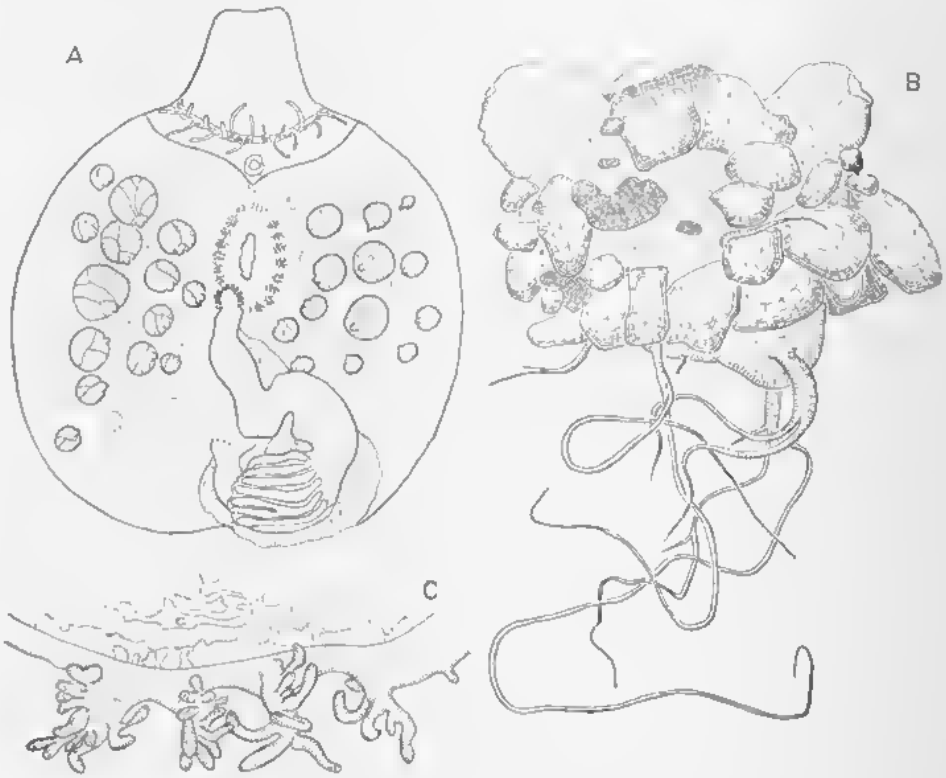


Fig. 2. — *Polycarpa pentarhiza* n. sp. : A, face interne du manteau; B, habitus; C, tentacules atriaux.

Vivant, l'animal a un corps à peu près sphérique. La face dorsale légèrement plus aplatie est assez étendue entre les siphons. Les axes de ceux-ci délimitent un angle de 90° environ. La face ventrale porte une couronne de cinq rhizoïdes ramifiés (fig. 2, B). Très épais à leur base, ces prolongements diminuent progressivement de diamètre vers leur extrémité.

Source : MNHN, Paris

Ils peuvent atteindre trois à quatre fois la longueur du corps de l'Ascidie. Leur extrémité peut être libre ou fixée à un grain de sable, mais des particules minérales sont le plus souvent attachées en plusieurs points du parcours des rhizoïdes. Ces prolongements n'ont d'ailleurs pas un diamètre régulier mais s'épaississent en sortes de nœuds qui correspondent souvent à un point d'attache sur un gravier. Le chevelu de rhizoïdes, dans son ensemble, est extrêmement souple.

Les siphons sont susceptibles d'une extension considérable. Le siphon buccal, quadri-lobé, est aussi long que le reste du corps. Le siphon cloacal, quadri-lobé également, est nettement plus court. Les muscles qui constituent les sphincters de ces siphons sont doublés d'une musculature longitudinale importante qui se prolonge sur la face dorsale. Au moment de la contraction on observe non seulement une invagination des siphons dans le corps, mais aussi un raccourcissement important de l'espace intersiphonal, Ainsi, pour des animaux contractés au moment de la fixation, les siphons sont presque contigus.

La tunique présente sur le vivant une coloration grisâtre uniforme sauf aux ouvertures buccale et cloacale, d'un rouge orangé pâle. Cette tunique très résistante, d'épaisseur irrégulière, prolifère autour de chaque petit gravier fixé à sa surface et assure ainsi une fixation solide du revêtement sableux.

Le manteau, très épais, musclé sur toute sa surface, adhère étroitement à la tunique. Aucun organe n'est visible par transparence.

Les tentacules bien développés sont insérés à la base d'un velum court. Simples, arqués, inégaux, on en compte 16, de trois ordres. Entre eux, prennent place irrégulièrement de petits boutons intermédiaires. La couronne tentaculaire s'insère tout à fait à la base du siphon buccal. Le sillon péricoronal en est très proche.

Polycarpa pentarhiza possède un velum atrial très important qui ferme le siphon cloacal. Il porte un cercle continu de tentacules très développés, en nombre variable, simples du côté dorsal et du côté ventral, terminés en boutons, mais très ramifiés à droite et à gauche (fig. 2, C). Chez quelques individus, ces ramifications prennent un si grand développement qu'elles peuvent se substituer aux tentacules simples qui occupent le plus fréquemment les deux pôles : dorsal et ventral. Ces tentacules atriaux existent aussi chez d'autres espèces du genre *Polycarpa*, mais prennent une importance accrue chez une espèce d'aussi petite taille.

Le tubercule vibratile se distingue facilement. Grand, élevé, circulaire, il s'ouvre à gauche. Le sillon péricoronal forme un V peu accentué.

Le raphé est constitué d'une lame épaisse, à bord lisse, d'abord ondulée près du tubercule vibratile, puis droite. Cette lame s'élève progressivement vers l'entrée de l'œsophage.

L'endostyle est large, élevé, sinueux.

Comme tous les organes de *Polycarpa pentarhiza*, la branchie est formée d'un tissu épais. Elle porte de chaque côté quatre plis. En réalité deux de ces plis sont bien marqués, les deux autres plus minces ne sont formés que de sinus longitudinaux rapprochés. Ceci n'est pas très visible sur une branchie qui n'a pas été colorée, mais devient très net, surtout chez les individus les plus jeunes, sur une préparation (fig. 3).

Les stigmates sont droits. Ils percent régulièrement la lame fondamentale jusqu'à la base du raphé.

Source : MNHN, Paris

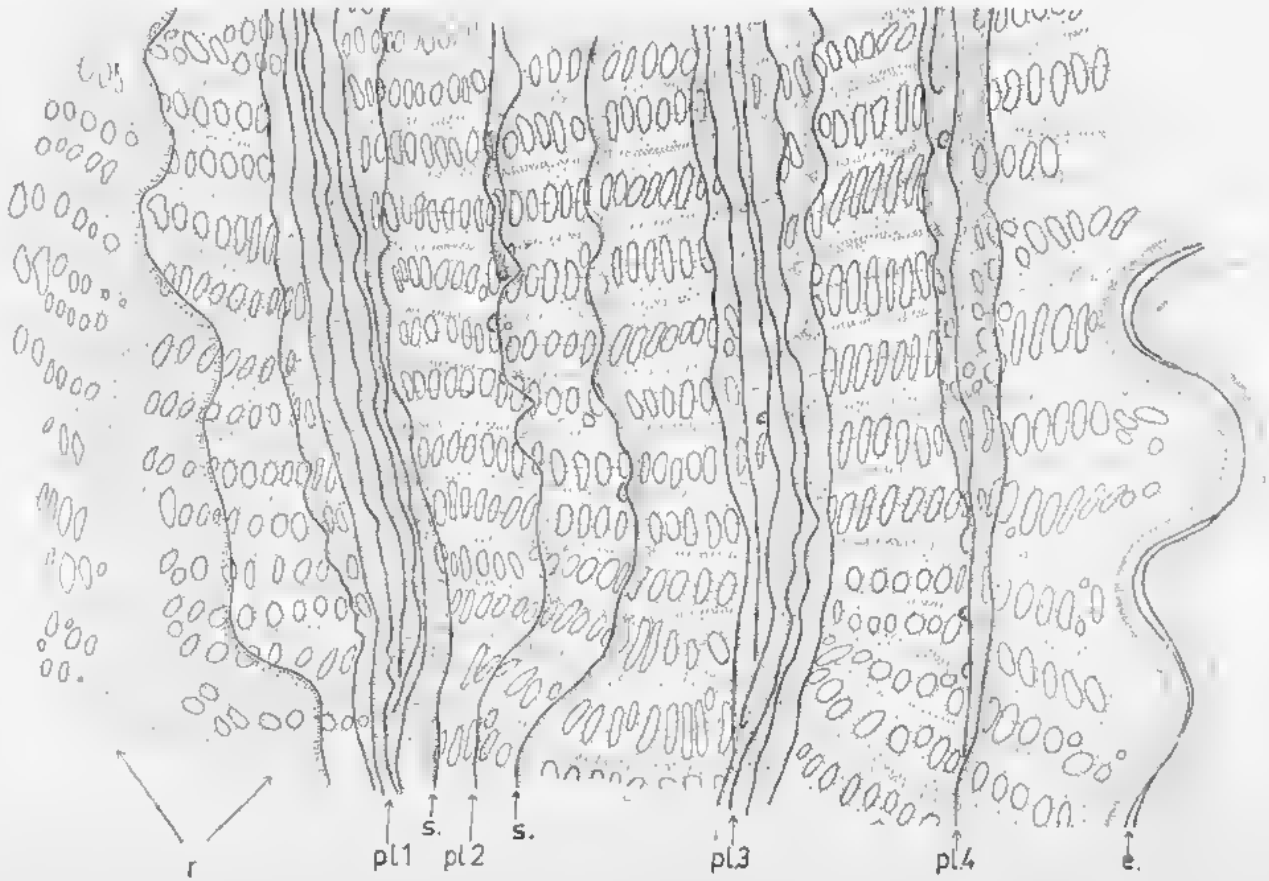


FIG. 3. — *Polycarpa pentarhiza* n. sp. : demi-branchie gauche. (e. endostyle; pl. 1, pl. 2, pl. 3 et pl. 4 plis branchiaux; r. raphé; s. sinus longitudinal).

Source : MNHN, Paris

La branchie se développe encore beaucoup après la maturité sexuelle; ce phénomène a été observé chez toutes les petites Ascidies libres psammicoles. Il existe, entre les plis, des sinus longitudinaux intermédiaires. Ils ne sont pas tous complets (fig. 3). Beaucoup s'arrêtent avant d'atteindre l'entrée de l'œsophage. Ceci est valable aussi bien pour les sinus placés entre les plis que pour ceux qui constituent les plis.

Nous donnerons deux exemples de formules branchiales.

$$\begin{array}{l}
\begin{array}{ccccccccccccccccc}
 & & & & & & 3 & & & & & & & & & & \\
G & - & R & - & 0 & - & 7 & - & 0 & - & 2 & - & 1 & - & 6 & - & 1 & - & 4 & - & 1 & - & E \\
 & & & & & & 1 & & & & & & & & 0 & & & & 0 & & & & \\
 & & & & & & 4 & & & & & & & & & & & & & & & & \\
D & - & R & - & 0 & - & 8 & - & 0 & - & 3 & - & 1 & - & 6 & - & 1 & - & 4 & - & 1 & - & E \\
 & & & & & & 7 & & & & 2 & & & & & & 0 & & & & 0 & & \\
 & & & & & & & & & & 1 & & & & & & & & & & & & \\
 & & & & & & & & & & 3 & & & & & & & & 5 & & & & \\
G & - & R & - & 0 & - & 6 & - & 1 & - & 2 & - & 1 & - & 6 & - & 1 & - & 4 & - & 0 & - & E \\
 & & & & & & & & & & 1 & & & & 5 & & & & 3 & & & & \\
 & & & & & & & & & & & & & & & & & & 2 & & & & \\
 & & & & & & & & & & 4 & & & & & & & & 6 & & & & \\
D & - & R & - & 0 & - & 8 & - & 1 & & 3 & - & 1 & - & 6 & - & 1 & - & 5 & - & 0 & - & E \\
 & & & & & & 7 & & & & 2 & & & & & & & & 4 & & & & \\
 & & & & & & & & & & 1 & & & & & & & & 3 & & & &
\end{array}
\end{array}$$

Cette disposition pourrait faire penser à un stade extrêmement âgé de *Psammostyela delamarei*. Le premier examen des branchies de *Polycarpa pentarhiza* nous avait fait supposer qu'il pouvait exister deux générations de *Psammostyela*, dont l'une aurait une durée de vie accrue. La branchie aurait plus de temps pour se développer, le stade final comprendrait de plus nombreux sinus longitudinaux. La branchie d'un jeune individu de *Polycarpa pentarhiza* (deux observations) est tout à fait comparable à la branchie d'un adulte âgé de *Psammostyela*. Mais la disposition très claire des sinus et l'absence de papilles chez cette dernière peut difficilement faire admettre une évolution ultérieure.

Nous reprendrons une discussion plus poussée à ce sujet après la description de notre nouvelle espèce.

Le tube digestif de *Polycarpa pentarhiza* est entièrement localisé au niveau de la région postérieure de la branchie. Il débute par un œsophage long, très large. L'estomac plissé (environ 16 plis) possède un cæcum pylorique net, arqué en virgule, placé à la limite de l'estomac et de l'intestin sur la face externe. Le tube digestif est situé à gauche de la branchie, mais seulement pour la partie intestinale. L'estomac se place sous la branchie. L'intestin se replie en boucle très fermée, peu élevée, et se courbe sous l'entrée de l'œsophage pour remonter à angle droit vers le siphon cloacal. L'anus en corolle est bordé de lobules arrondis (fig. 2, A). Un mésentère important relie les deux côtés de la boucle intestinale.

Les gonades constituent de chaque côté du corps trois ou quatre rangées longitudinales de polycarpes hermaphrodites arrondis; chaque polycarpe comprend une partie centrale femelle sur laquelle sont appliqués des lobules testiculaires. Il y a un oviducte et un spermiducte courts par gonade.

Source : MNHN, Paris

dirigés vers le siphon cloacal (fig. 2, A). Des endocarpes arrondis s'intercalent entre les rangées de polycarpes. Ils restent de petite taille.

Les œufs, puis les têtards, sont incubés contre la branchie dans la cavité atriale, mais se trouvent souvent accumulés sous l'estomac et dans les replis du mésentère entre le tube digestif et le manteau.

Cette espèce, *Polycarpa pentarhiza* a été retrouvée à Roscoff par J.P. L'Hardy à la station de Bloscon. Nous l'y avons récoltée également ainsi que dans les sables voisins de Men Guen Braz et à Terenez. L'habitus pour les individus de la Manche est exactement semblable à celui de Méditerranée. La taille moyenne est de 4 mm. La tunique porte également 5 rhizoïdes chez l'adulte, 1 à 5 chez le jeune, mais l'un d'entre eux est toujours nettement plus gros, les siphons sont également colorés en rouge.

Les tentacules buccaux, le tubercule vibratile, les tentacules atriaux sont exactement semblables pour les individus de la Manche et de la Méditerranée. Aucune différence ne peut être mise en évidence en ce qui concerne le tube digestif. Les formules branchiales sont les mêmes dans les deux cas ainsi que la disposition des gonades. Le développement du mésentère, si caractéristique chez les individus de Banyuls est, là aussi, de même importance. Il n'y a donc aucun doute sur l'identité des formes des deux régions.

Affinités et discussion.

Comparons maintenant cette nouvelle espèce, *Polycarpa pentarhiza*, avec *Psammostyela delamarei*.

Nous avons vu plus haut à propos de la structure branchiale, qu'il était raisonnable de se demander si *Polycarpa pentarhiza* ne serait pas un stade plus évolué, plus âgé, de *Psammostyela delamarei*. Nous nous sommes très longuement posé la question. Pour y répondre, nous avons essayé d'élever les deux espèces dans les mêmes conditions. Malheureusement nous n'avons eu à notre disposition que deux jeunes « présumés » de *Polycarpa* et quelques adultes. La mortalité a été trop rapide pour que nous puissions faire des observations valables. Nous avons cependant assisté à la ponte de *Polycarpa pentarhiza*. Les têtards ne nagent pas, mais s'agitent quelques secondes en réponse aux excitations externes. Ils se sont fixés presque immédiatement aux grains de sable et au fond des coupelles. La forme du têtard, sa taille, les premiers stades de développement sont tout à fait comparables à ceux de *Psammostyela*, mais tous les individus sont morts dans un délai de trois jours et nous n'avons pu suivre leur développement.

Les jeunes *Psammostyela* élevées de la même façon, se développent normalement. Nous avons gardé un élevage pendant deux mois avec de jeunes Ascidies en bon état.

Ne réussissant pas à obtenir un développement correct de notre espèce de *Polycarpa* en partant des têtards, nous pensions obtenir parmi les jeunes individus obtenus à la drague, un pourcentage de *Psammostyela*, mais aussi quelques formes susceptibles de se développer en *Polycarpa*.

Cette hypothèse pouvait se justifier : nous récoltions en très grand nombre de très jeunes *Styelidae* à siphons opposés tout à fait semblables à ceux provenant d'une ponte de *Psammostyela*. Les exemplaires des deux espèces âgés de quelques jours, obtenus par élevage, ne pouvant être différenciés, les adultes habitant le même gravier, nous espérions trouver deux types d'adultes en élevant tous les jeunes triés par la méthode habituelle.

Source : MNHN, Paris

Malheureusement il n'en a jamais rien été. Tous les jeunes ont donné des *Psammostyela* typiques, dans la mesure où ils survivaient. Une réserve reste à faire : les gonades n'apparaissent chez les *Psammostyela* que l'année suivant la ponte. Les adultes existent pendant une courte période seulement, et ce sont les jeunes qui représentent la plus grande partie du cycle annuel. Nous n'avons jamais réussi à garder un même élevage pendant un an. Mais nous avons récolté au printemps des jeunes qui sont devenus adultes.

(Nous avons trouvé par dragage, deux jeunes Ascidies qui pourraient appartenir à l'espèce *Polycarpa pentarhiza*. Elles possédaient déjà la morphologie externe de l'adulte. Nous avons préféré les fixer immédiatement.)

Nous pouvons donc adopter deux solutions : ou considérer que cette « *Polycarpa* » n'est en réalité qu'une *Psammostyela* très âgée et exceptionnellement développée (une sorte de monstre), ou admettre une nouvelle espèce. On considère généralement qu'il ne peut y avoir dans la même station géographique, et dans le même milieu, deux espèces de morphologie et de biologie voisines qui occupent une position systématique proche. Mais cette considération générale est tout à fait empirique. C'est elle qui nous a influencée dans nos réserves et amenée à cette discussion.

Nous nous sommes décidée à créer une nouvelle espèce et nous allons maintenant en exposer les raisons. Parlons d'abord des différences morphologiques. En présence d'un adulte de chaque espèce, il est impossible de les confondre. Rappelons qu'à première vue on peut très bien prendre une *Heterostigma fagei* (*Pyuridae*) pour une *Psammostyela* (*Styelidae*). Nous n'avons jamais trouvé d'intermédiaire entre *Psammostyela delamarei* et *Polycarpa pentarhiza*. Avant de disséquer un exemplaire on sait déjà à quelle espèce l'on a à faire.

Les différences de morphologie externe sont les suivantes : les siphons ne sont pas opposés dans notre nouvelle espèce : la tunique est entièrement couverte de sable. Les rhizoïdes sont ramifiés dès leur base et beaucoup plus nombreux. A ces caractères purement morphologiques sont liés des caractères biologiques. Nous avons vu les possibilités de mouvement exceptionnelles de *Psammostyela* (1). Pour les exemplaires de *Polycarpa* nous n'avons jamais rien observé de comparable. Les siphons sont rétractiles ce qui provoque un certain déplacement des animaux dans le sable, puisque les siphons ont un volume important par rapport au corps. Mais les mouvements ont une amplitude très faible par rapport à ceux de *Psammostyela* et ils ne sont ni orientés, ni rythmiques. Leur efficacité (en élevage) est nulle.

Pour la morphologie interne, les différences sont aussi marquées. La disposition des sinus diffère dans les deux espèces, mais le caractère important est à notre avis la présence de sinus longitudinaux incomplets, qui existent toujours chez *Polycarpa pentarhiza*, jamais chez *Psammostyela*.

On ne voit pas comment cette dernière pourrait, elle, acquérir brusquement des sinus supplémentaires.

Les caractères branchiaux sont extrêmement importants du point de vue systématique, depuis les plus grandes coupures à l'échelon de l'ordre jusqu'aux différences spécifiques. Il est donc absolument nécessaire d'insister sur les différences branchiales de nos deux espèces.

---

(1) Monniot (C. et F.), 1961. — Recherches sur les Ascidies interstitielles des gravelles à *Amphioxus* (2e note).
Vie et Milieu, 12, fasc. 2, (269-283).

Source : MNHN, Paris

Le tube digestif, semblable chez presque toutes les *Styelidae*, présente de faibles différences dans nos deux espèces, l'anus, lobé chez *Polycarpa*, est lisse chez *Psammostyela*.

En ce qui concerne les gonades, la disposition est différente dans les deux formes. L'incubation des têtards ne se fait pas de la même façon.

Enfin un dernier caractère éloigne encore les deux espèces, la présence de tentacules atriaux, ramifiés, très développés chez *Polycarpa*, alors qu'ils sont simples chez *Psammostyela*.

Si l'on considère la liste de toutes les différences, nous croyons que l'on ne peut mettre en doute l'existence de deux espèces distinctes, surtout lorsque les caractères essentiels sur lesquels est basée la systématique, c'est-à-dire la branchie et les sinus longitudinaux, sont aussi éloignés pour les deux formes.

La place de notre nouvelle espèce dans le genre *Polycarpa* était alors normale : elle se rapproche plus, par tous ses caractères, des très nombreuses espèces du genre *Polycarpa* que de *Psammostyela delamarei*. Le genre *Polycarpa* contient actuellement une très grande quantité d'espèces et devrait être divisé. Notre nouvelle espèce représenterait alors un intermédiaire certain dans la lignée évolutive allant du genre *Psammostyela* aux grosses *Polycarpa* typiques.

Comparons maintenant *Polycarpa pentarhiza* à une autre espèce *Polycarpa arnbackae* qui ne vit plus dans la même région cette fois, mais dans un milieu tout à fait semblable.

Nous donnerons d'abord un bref résumé de la description de cette espèce (1).

3° **Polycarpa arnbackae** F. Monniot 1961, (2) (Pl. II).

Cette *Styelidae* vit dans les sables coquilliers proches de la station marine de Kristineberg, à l'entrée du Gullmar fjord (côte ouest de Suède). Les populations qu'elle constitue là sont importantes mais très localisées. Le corps est globuleux, toujours couvert de graviers ou de débris coquilliers. Il mesure au maximum 5 mm. La tunique porte de courts rhizoïdes sur toute sa surface et quatre ou cinq longs prolongements ramifiés sur la face ventrale. Les siphons éloignés l'un de l'autre forment un angle de 90° environ. Leurs ouvertures à quatre lobes sont légèrement colorées en rouge à l'état vivant.

Le manteau épais n'a pas de caractères particuliers.

Les tentacules coronaux simples sont nombreux (32 environ). Ils sont tous assez longs mais de deux ordres, sauf dans la région dorsale où ils gardent la même longueur. Ils sont insérés à la base d'un velum mince et découpé. Au-dessus du velum, dans le siphon buccal, s'étend une zone triangulaire dorsale hérissée de papilles molles dont l'extrémité est arrondie.

Il existe à la base du siphon cloacal, un velum atrial étroit bordé de quelques tentacules atriaux simples, arrondis à leur extrémité.

(1) Monniot (F.). 1964. *Polycarpa arnbackae* n. sp., *Styelidae* interstitielle des sables coquilliers de la côte ouest de Suède.
Cahiers de Biologie marine, **5**, (27-31).

(2) Conformément à l'article 27 du Code de Nomenclature nous devons émender l'orthographe de *Polycarpa ärbäckae* Monniot F. 1961 en *Polycarpa arnbackae*.

Source : MNHN, Paris

Le tubercule vibratile, ouvert en C sur la gauche, surmonte un raphé entier, dont la hauteur croît vers l'œsophage.

La branchie porte quatre plis bien formés, séparés les uns des autres par un sinus longitudinal. Les sinus longitudinaux atteignent tous l'œsophage. La lame fondamentale est plane entre les plis mais, sous ceux-ci, elle est resserrée par le développement de sinus transverses très importants. Les stigmates, droits à l'origine, se trouvent alors courbés par une compression et une soudure des tissus sous les sinus transverses de premier ordre. Entre ces sinus, sur la face externe de la branchie, le pli reste creux. Il se forme donc des sortes d'entonnoirs que nous avons appelés « pseudo infundibula ». Ce terme rappelle l'aspect des branchies de *Pyuridae*. Cette structure est constante dans tous les exemplaires de *Polycarpa arnbackae*.

Le tube digestif a un aspect banal. L'œsophage large est allongé; il débouche dans un estomac plissé (16 à 18 plis longitudinaux) qui se prolonge sans séparation nette par une boucle intestinale fermée. Il existe un cæcum pylorique sur la face externe de l'estomac. L'intestin est parcouru d'un sillon marqué sur sa face interne. L'anus est divisé en lobes arrondis.

Les gonades sont nombreuses. Il s'agit ici de polycarpes hermaphrodites, ovales, disposés sans ordre des deux côtés du manteau. La partie femelle est centrale. Des lobules mâles périphériques s'y superposent et leurs canaux spermatiques sont visibles sur la face interne des polycarpes. Nous n'avons pu mettre en évidence de papilles où déboucheraient les spermiductes. Les oviductes très courts sont généralement tournés vers le siphon cloacal, mais cette disposition est beaucoup moins nette et bien moins constante que chez *P. pentarhiza*, n. sp.

Les endocarpes en forme de feuilles aplaties sont disposés sans ordre dans les espaces laissés libres par les polycarpes.

4° Comparaison avec P. pentarhiza n. sp.

Les caractères appartenant à *P. arnbackae* que nous venons de rappeler montrent à quel point cette espèce se rapproche de *P. pentarhiza*. Le mode de vie des deux espèces est tout à fait semblable : le sable coquillier suédois du Gullmar fjord est tout à fait équivalent au fin gravier de Banyuls quant à sa granulométrie, sa mobilité, son tassement. Les deux sédiments sont rassemblés dans des passes parcourues par de forts courants. Cette similitude de milieux est d'ailleurs prouvée par l'identité de la microfaune pour tous les phylums. Les mêmes espèces caractéristiques y sont présentes. Nous reprendrons ce point dans un autre chapitre.

Polycarpa arnbackae a une taille moyenne légèrement inférieure à celle de *P. pentarhiza*; les rhizoïdes sont comparables, bien que leurs ramifications partent moins près du corps chez *P. arnbackae*. L'aspect externe ne peut en aucun cas être un caractère distinctif suffisant entre les deux espèces.

La morphologie interne diffère au contraire pour tous les organes malgré les traits communs. On admet, au premier coup d'œil, les deux formes dans un genre commun, tout au moins tel qu'il est défini actuellement. Mais il ne peut être question d'en faire une seule espèce.

Les tentacules sont plus fins, plus réguliers et plus nombreux chez *P. arnbackae*. *P. pentarhiza* ne possède pas de papilles dans le siphon buccal.

Source : MNHN, Paris

Quant au velum buccal, déchiqueté chez la première espèce, il est entier chez l'autre. Le siphon cloacal se présente différemment, aussi, dans les deux cas, puisqu'il porte, pour l'un des tentacules simples, pour l'autre des tentacules atriaux ramifiés.

La branchie, essentielle pour la systématique, montre un aspect différent chez nos deux *Polycarpa*. Pour *P. pentarhiza*, nous avons deux vrais plis et deux plis incomplets; les sinus longitudinaux n'atteignent pas tous l'entrée de l'œsophage. Chez *P. arnbackae* les quatre plis sont bien formés, régulièrement séparés par un sinus longitudinal isolé; la lame fondamentale est resserrée en une série de « pseudo infundibula » sous chaque pli; les plis eux-mêmes sont beaucoup plus élevés.

Les gonades, importantes aussi pour la détermination des espèces, sont dans un cas disposées sans ordre, ovales, tandis que dans l'autre, elles forment des polycarpes sphériques, bien alignés en séries longitudinales.

Tous ces caractères concourent à faire, sans hésitation, deux espèces, malgré la ressemblance externe qu'elles affectent. Cette similitude n'est en fait qu'une convergence. Les individus jeunes des deux espèces se ressemblent énormément, avec leurs siphons opposés, leur seul rhizoïde, la simplicité de leur branchie. Leurs mouvements sont comparables et beaucoup plus amples et plus variés que ceux des adultes. Ces jeunes ressemblent tout à fait à des adultes de *Psammostyela*. Tout se passe comme si le développement était arrêté pour *Psammostyela*, en quelque sorte fixé à une certaine étape, tandis qu'il continuerait pour les autres. Cet arrêt correspondrait à une meilleure adaptation aux conditions de vie. Si l'on adopte cette hypothèse, on devrait considérer que le genre *Polycarpa* est plus évolué que le genre *Psammostyela*. Mais n'est-il pas plus satisfaisant de croire que le développement chez *Psammostyela* est ralenti avec l'apparition de la néoténie, caractère qui a toujours été considéré comme très évolué ? Nous reprendrons cette question au chapitre de l'évolution.

B — Famille des Pyuridae

Toutes les *Pyuridae* qui ont été récoltées dans les sables grossiers littoraux appartiennent au genre *Herdmania*. Ce genre avait été créé en 1921 par Ärnbäck-Christie-Linde pour l'espèce *H. separ* (1). Le même auteur en 1928 (2) élargissait le genre pour y inclure une espèce que Van Name 1912 avait placée dans les *Molgulidae* sous le nom de *Caesira singularis*. Pérès (3) en 1955 décrit une troisième espèce *H. gravellophila*, très proche de *H. singularis*. Mais c'est la présence d'une quatrième espèce à Banyuls-sur-Mer qui nous a permis (4) de reprendre la diagnose originale

(1) Ärnbäck-Christie-Linde (A.), 1924. — A remarkable Pyurid Tunicate from Novaya Zemlya — *Arkiv för zoologi.*, **16**, n° 15, (1-7).

(2) Ärnback-Christie-Linde (A.), 1928. — *Tunicata* — 3 *Molgulidae* and *Pyuridae in* Northern and arctic Invertebrates in the collection of the swedish State Museum. *Kungl. Sv. Vet. Akad. Handlingar*, **4**, n° 9, (90-93).

(3) Pérès (J. M.), 1955. — Sur une Ascidie nouvelle récoltée dans la gravelle de Castiglione (*Herdmania gravellophila* n. sp.). *Bull. St. Aquicult. Pêche Castiglione*, n. sér., n° 7.

(4) Monniot (C.) et Monniot (F.), 1961. — Recherches sur les Ascidies interstitielles des gravelles à *Amphioxus* (2e note). *Vie et Milieu*, **12**, 2, (269-283).

Source : MNHN, Paris

du genre *Heterostigma* pour y inclure *H. fagei* C. et F. Monniot, en créant un nouveau genre pour les espèces de Pérès et Van Name. L'existence des 4 espèces montrait clairement la nécessité d'une division générique. Depuis, l'apport de nouvelles espèces du genre *Heterostigma* (toutes interstitielles) est venu confirmer l'unité du genre.

1° **Heterostigma fagei**, C. et F. Monniot 1961 (1), (Pl. 1).

Nous ne donnerons ici que les caractères essentiels de la diagnose des espèces du g. *Heterostigma* déjà décrit, ce qui nous permettra ensuite une étude comparée de toutes les espèces de ce genre. Nous ajoutons quand cela est possible des précisions nouvelles fournies par de plus amples récoltes.

L'animal, arrondi quand il est contracté, prend normalement une forme de fuseau due aux siphons opposés, 4 lobés et couverts de spinules. La tunique transparente, mais dont l'épaisseur peut être irrégulière, adhère étroitement au manteau. Elle porte un rhizoïde ramifié ou non à son extrémité, qui ne contient jamais de prolongement du manteau. Souvent casse, ce rhizoïde peut être double ou manquer totalement.

Les tentacules coronaux simples (16 environ) sont alternativement. courts et longs. Il n'y a pas de tentacules atriaux.

Le raphé, lisse, peu élevé, part du tubercule vibratile en bouton, vers l'œsophage en augmentant progressivement de hauteur.

La branchie comprend deux sortes de perforations : 7 à 8 protostigmates non recoupés et deux, au maximum trois rangs de spires non recoupées, le plus postérieur restant moins développé. Il existe de chaque côté six sinus longitudinaux dont les plus médians portent des papilles dirigées vers le raphé. Ces papilles n'existent que chez l'espèce *H. fagei* et **sont toujours présentes chez les individus adultes** (Pl. 1).

Le tube digestif ne comporte pas de caractères particuliers. Il décrit une courbe régulière, fermée.

Il existe une seule gonade hermaphrodite à droite, de forme arrondie qui comprend au centre un ovaire, et à la périphérie quelques lobules testiculaires. La cavité incubatrice, présente chez tous les individus adultes, contient un petit nombre de têtards.

Le développement branchial de cette espèce sera décrit dans le même chapitre que celui de *H. gonochorica* n. sp.

2° **Heterostigma reptans** C. et F. Monniot 1963, (fig. 4 et 5).

Comme pour *H. fagei*, nous ne reproduirons ici la description de cette espèce (1) que pour les points importants.

Les siphons quadrilobés, ne sont pas opposés mais font un angle de 120 degrés environ. Le corps porte zéro, un, deux ou trois rhizoïdes et quelques papilles tunicales. L'aspect externe est très variable, le corps pouvant être nu ou couvert de sable; l'animal mesure 2 à 3,5 mm au maximum. Le raphé est lisse et élevé; sa hauteur croît régulièrement du tubercule vibratile à l'œsophage.

(1) Monniot (C.) et Monniot (F.), 1963. — Présence à Bergen et Roscoff de *Pyuridae* Psammicoles du genre *Heterostigma*. *Sarsia*, **13**, (51-57).

Source : MNHN, Paris

FIG. 1. — *Heterostigma reptans* : habitus.

La branchie possède 6 sinus longitudinaux élevés. Au-dessus des protostigmates indivis (7 à 10) on trouve 3 rangées d'infundibula, dont la spirale est souvent recoupée. Près du raphé, on distingue le début d'une 7e rangée de spirales (ce qui n'existe jamais chez *H. fagei*) (fig. 5).

Les sinus longitudinaux ne portent jamais de papilles.

La gonade massive ovale est hermaphrodite, la partie femelle en occupe le centre.

La cavité incubatrice généralement très développée contient un grand nombre de têtards.

Le nombre d'exemplaires trop réduit ne nous a pas permis d'étudier les jeunes.

3° **Heterostigma separ** Ärnbäck-Christie-Linde 1924 (1), (fig. 6, Pl. III).

Nous avons déjà signalé en 1963 à Roscoff, dans les sables coquilliers de Bloscon, la présence d'une espèce du genre *Heterostigma* A. C. L. Nous l'avons attribué à l'espèce *H. separ*, malgré l'éloignement géographique de la station d'origine. Nous n'avons pu trouver de caractères permettant une distinction suffisante. L'ensemble des traits morphologiques est le même dans les deux localités. Nous nous en sommes assurée grâce à l'examen des exemplaires récoltés par Ärnbäck-Christie-Linde, communiqués par le Riksmuseum de Stockholm.

Le corps est arrondi, couvert de graviers et de débris coquilliers qui ne sont parfois que faiblement fixés à la tunique. La taille et l'aspect externe sont semblables. En Nouvelle-Zemble il existe un rang de tentacules atriaux serrés. Cette formation manque chez les individus de Roscoff, mais pour certains d'entre eux il existe à la base du siphon un fin liséré, formé d'un

(1) Ärnbäck-Christie-Linde (A.), 1924. — A remarkable Pyurid Tunicate from Novaya Zemlya. *Arkiv för zoologi*, **16**, 15, (1-7).

Source : MNHN, Paris

velum très bas découpé en festons. Chez un exemplaire, les bords du feston étaient développés en papilles. Nous ne pouvons donc considérer la présence ou l'absence de tentacules atriaux comme un caractère spécifique. Il s'agit très certainement d'une variation géographique.

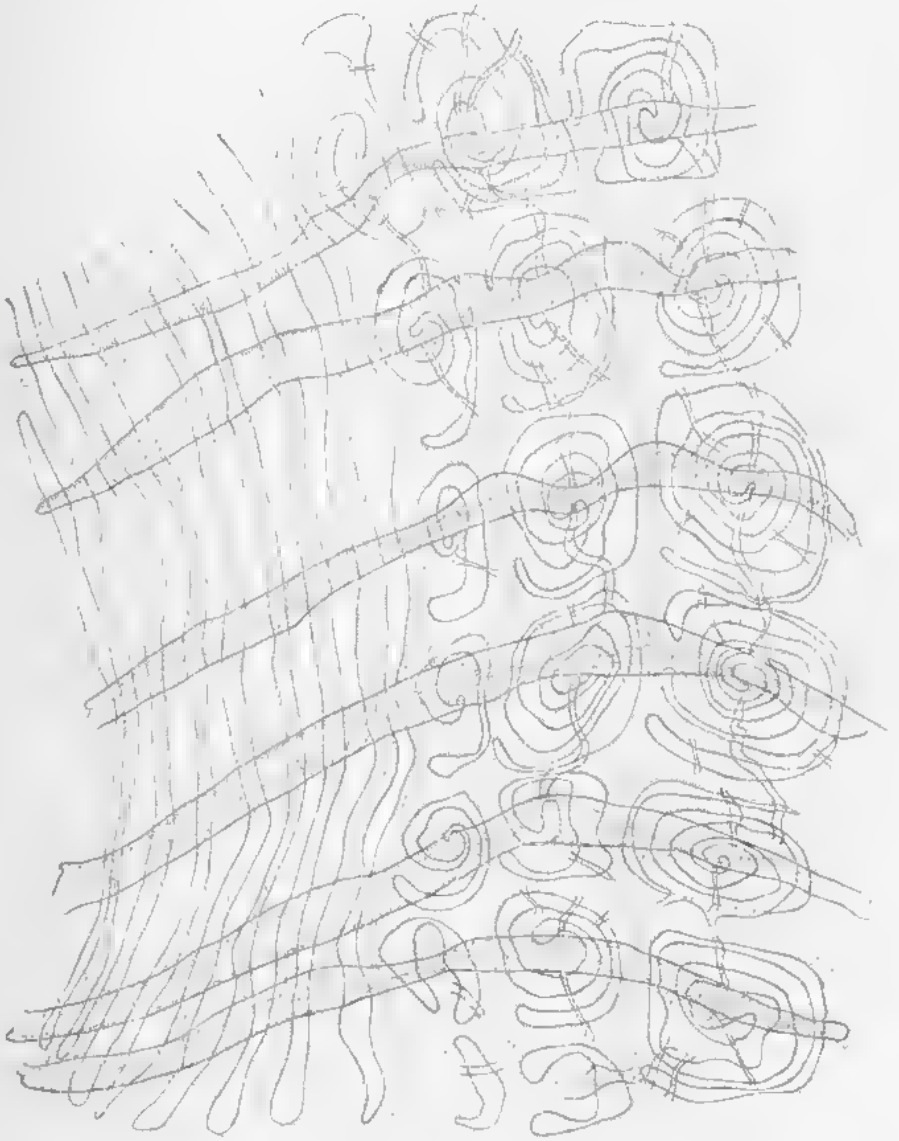


FIG. 5. — *Heterostigma replans* : demi-branchie gauche.

Le tubercule vibratile est toujours petit, arrondi et placé à droite d'un ganglion nerveux très allongé. Le raphé s'étend en une lame élevée, large à sa base. L'endostyle droit ne présente aucun caractère particulier. Assez court, il ne se recourbe pas sous la branchie.

Source : MNHN, Paris

La branchie (Pl. III) (comme chez toutes les autres espèces du g. *Heterostigma*), montre un aspect variable selon l'âge de l'Ascidie. La mauvaise conservation et la fixation à l'alcool des exemplaires de Nouvelle-Zemble ne nous ont pas permis un examen aussi minutieux que nous l'aurions désiré. Cependant, nous avons pu constater que les exemplaires venant du Ricksmuseum étaient semblables à ceux de Roscoff. Malgré les contractions importantes dues à l'alcool, les figures des infundibula sont plus proches que celles obtenues sur des animaux récemment fixés que ne le feraient croire les figures publiées par l'auteur suédois. Il y a toujours six sinus longitudinaux, et sous ces sinus six rangées transversales (dans le cas général) d'infundibula, au-dessus d'une dizaine de protostigmates. Ärnbäck-Christie-Linde signale dans sa description des spirales très aplaties et doute même de la présence d'infundibula. Ceci est démenti par l'examen de l'animal. Dans les exemplaires contractés les spires supérieures sont télescopées tandis que les plus inférieures sont étirées, le nombre de sinus parastigmatiques étant élevé.

Au niveau de chaque infundibula, la spirale primitive (qui reste entière dans les infundibula incomplets du premier rang), se recoupe régulièrement sous le sinus longitudinal, du côté ventral. Cette régularité représente à notre avis un bon caractère spécifique.

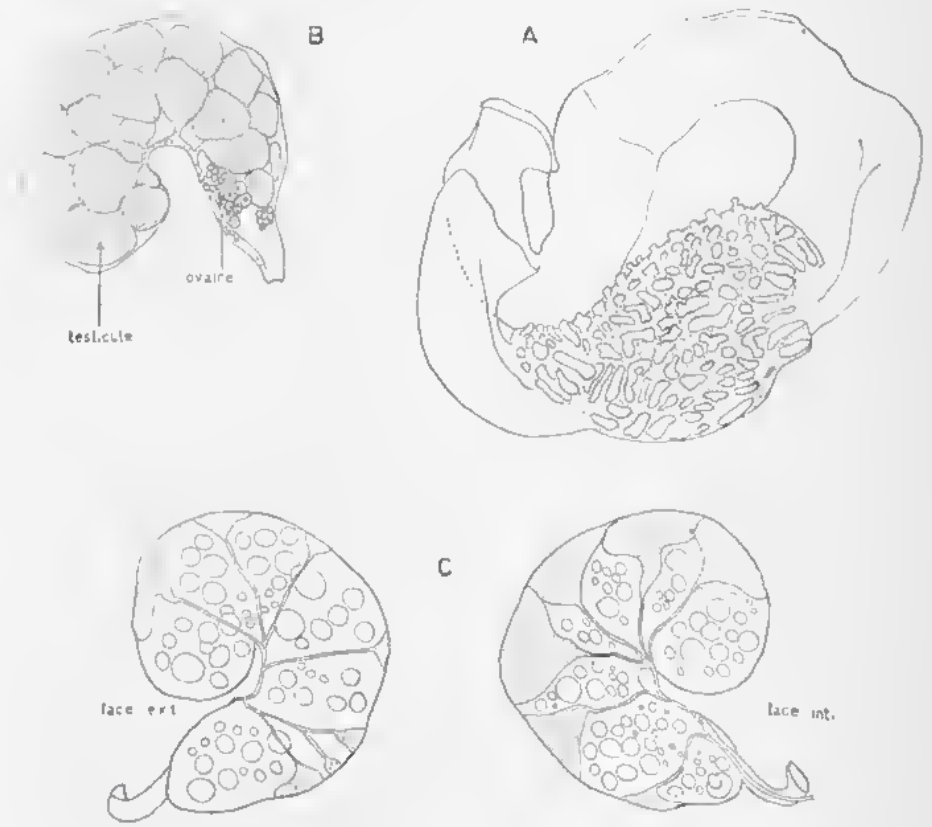


Fig. 6. — *Heterostigma separ* : A, tube digestif — face interne; B, gonade jeune; C, gonade âgée.

Source : MNHN, Paris

Ce dessin est très net également dans les deux figures données par Ärnback-Cunistie-Linde.

Le tube digestif est exactement semblable pour les animaux des deux stations. Il porte les mêmes papilles hépatiques, le rectum est marqué du même pli sur son bord externe (fig. 6, A). La forme et la disposition de la boucle intestinale sont identiques.

La gonade, par contre, diffère. Dans la description de Ärnbäck-Christie-Linde, il y a un ovaire et deux faisceaux de lobules testiculaires. Ayant à notre disposition de plus nombreux exemplaires, nous avons remarqué une très grande variabilité de proportions entre la partie mâle et la partie femelle suivant les individus. La gonade, dans son ensemble, a presque toujours une forme de haricot, telle que la figure l'auteur suédois. Mais le développement des lobules mâles, très accentué chez l'animal jeune (fig. 6, B), est considérablement réduit chez une Ascidie âgée (fig. 6, C) dont la cavité incubatrice est très développée. Le stade représenté pour l'exemplaire de Nouvelle-Zemble peut très facilement s'intercaler dans la série observée pour les exemplaires de Roscoff.

La disposition de l'oviducte et du spermiducte correspond exactement pour les exemplaires de Roscoff à la description de Ärnbäck-Christie-Linde.

4° **Heterostigma gonochorica** n. sp., (fig. 7 à 10, Pl. IV à VII).

— *Description de l'espèce.*

Cette petite Ascidie à siphons opposés vit dans le sable grossier à Fondachello (côte Est de Sicile). Elle est localisée très précisément à la base du talus de déferlement, à 5 mètres de profondeur environ, dans un milieu constamment agité.

Ces Ascidies ont été récoltées d'une part en plongée en brassant le gravier à la main, d'autre part en traînant une drague légère type « Detritus sledge » à la nage le long du rivage.

Nous avons pu obtenir de cette façon un très grand nombre d'individus à tous les stades. La taille des individus possédant des gonades varie de 0,90 mm pour les plus petits à 5,5 mm pour les plus grands.

Tous les caractères qui seront donnés dans la diagnose correspondent à ceux des plus grands exemplaires. Nous avons remarqué, en effet, que les caractères branchiaux surtout, mais tous les autres organes aussi, évoluent; la croissance continue bien après l'apparition des gonades.

L'habitus ressemble exactement à celui des autres espèces du genre *Heterostigma* (Pl. IV). Les siphons opposés sont couverts de spinules, ils sont assez allongés et susceptibles de se rétracter entièrement. La tunique mince et souple peut se couvrir de graviers grâce à des papilles, ou rester lisse. Elle est incolore, transparente. Le rhizoïde ventral, long et fin, atteint généralement le double de la longueur du corps. Son extrémité est fixée ou non à un gravier, elle peut être ramifiée.

La tunique de cette espèce apparaît régulièrement ponctuée à un faible grossissement. Un examen plus approfondi permet de distinguer un réseau très régulier de vaisseaux tunicaux, qui possède des ampoules vasculaires très développées. Ce sont ces ampoules vasculaires opaques très visibles dans la tunique transparente qui produisent cette ponctuation (Pl. IV). Ce réseau vasculaire existe aussi dans les autres espèces du g. *Heterostigma*, mais il est

Source : MNHN, Paris

moins développé et moins régulier. Chez *H. gonochorica*, il est présent chez les adultes et chez les jeunes.

Les deux siphons sont quadrilobés.

Le manteau épais et musclé, surtout au niveau des siphons, n'adhère que très peu à la tunique. Il comprend des fibres musculaires régulièrement disposées longitudinales et transversales (fig. 7, B) les muscles circulaires (par rapport aux siphons) sont externes.

Les tentacules coronaux présentent une forme particulière (fig. 7, A). Disposés sur un rang, ils sont de trois ordres, régulièrement alternés. Leur extrémité libre se divise en deux parties ce qui donne aux tentacules (les plus grands seulement) une forme de T.

Ce caractère pourrait avoir, à notre avis, de l'importance pour discuter la place évolutive du genre *Heterostigma* dans les *Pyuridae*. Cette forme en T est peut-être le début, ou au contraire, l'aboutissement d'une régression des tentacules ramifiés qui sont la règle générale dans la famille.

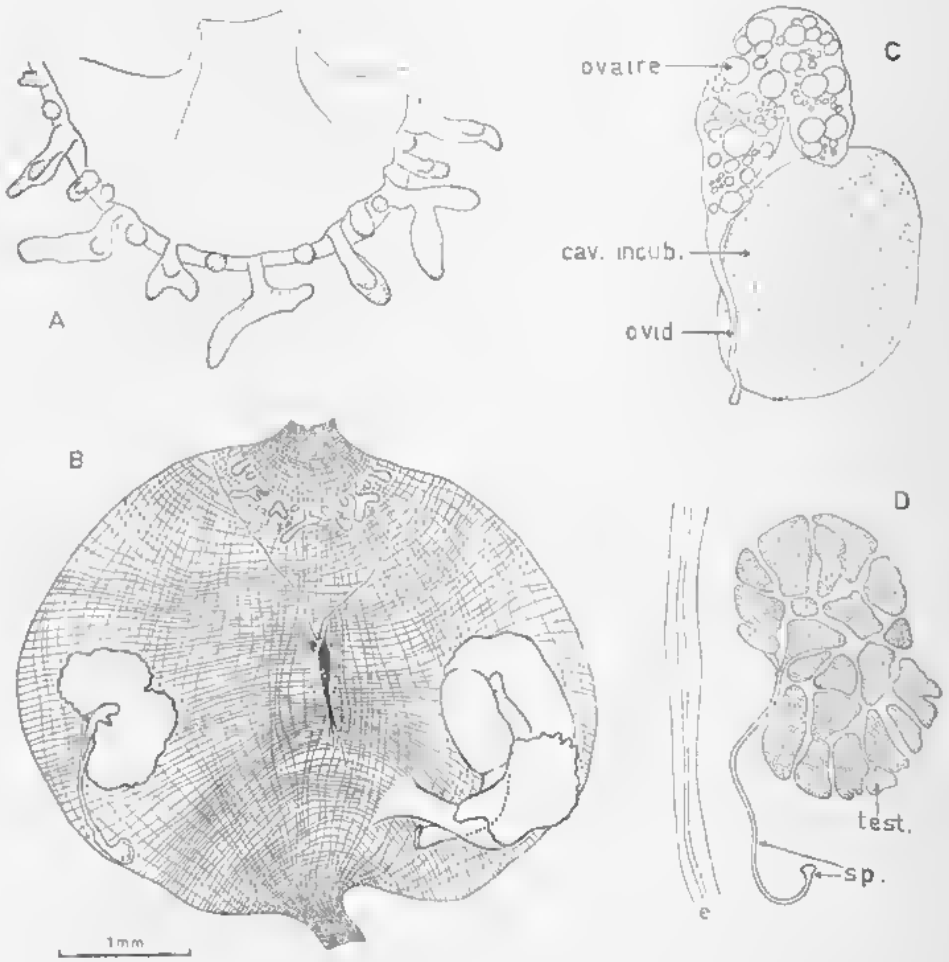


FIG. 7. — *Heterostigma gonochorica* n. sp. : A, tentacules coronaux; B, face interne du manteau montrant les faisceaux musculaires, le tube digestif et la gonade mâle ; C, gonade femelle et cavité incubatrice; D, gonade mâle — position par rapport à l'endostyle.

Source : MNHN, Paris

Le sillon péricoronal forme un V très profond dans la partie dorsale. Le tubercule vibratile, petit, apparaît en bouton peu élevé. La glande hyponeurale est très visible ainsi que le ganglion nerveux allongé (fig. 8).

Le raphé, entier, à bord lisse, s'élève progressivement depuis le tubercule vibratile jusqu'à l'entrée de l'œsophage qui s'ouvre à sa droite. L'endostyle

Fig. 8. — *Heterostigma gonocharica* n. sp. : détail de la branchie dans la région du raphé et du tubercule vibratile.

Source : MNHN, Paris

est droit, large. Assez court, il est loin d'atteindre l'œsophage. Sa longueur est généralement égale à celle du raphé. La branchie se présente donc sous forme de deux champs à peu près rectangulaires.

On y distingue six sinus longitudinaux, surmontés de lames élevées. Sous ces formations sont centrées les rangées d'infundibula (fig. 8, fig. 9).

Mais il y a 7 rangs d'infundibula, même chez les sujets peu âgés. Le 7e rang apparaît de chaque côté du raphé entre le dernier sinus et celui-ci Chez les individus très âgés, on reconnaît aussi de chaque côté de l'endostyle un début de spiralisation des protostigmates les plus antérieurs (fig. 9). Mais nous n'avons pas pu observer un 8e rang d'infundibula.

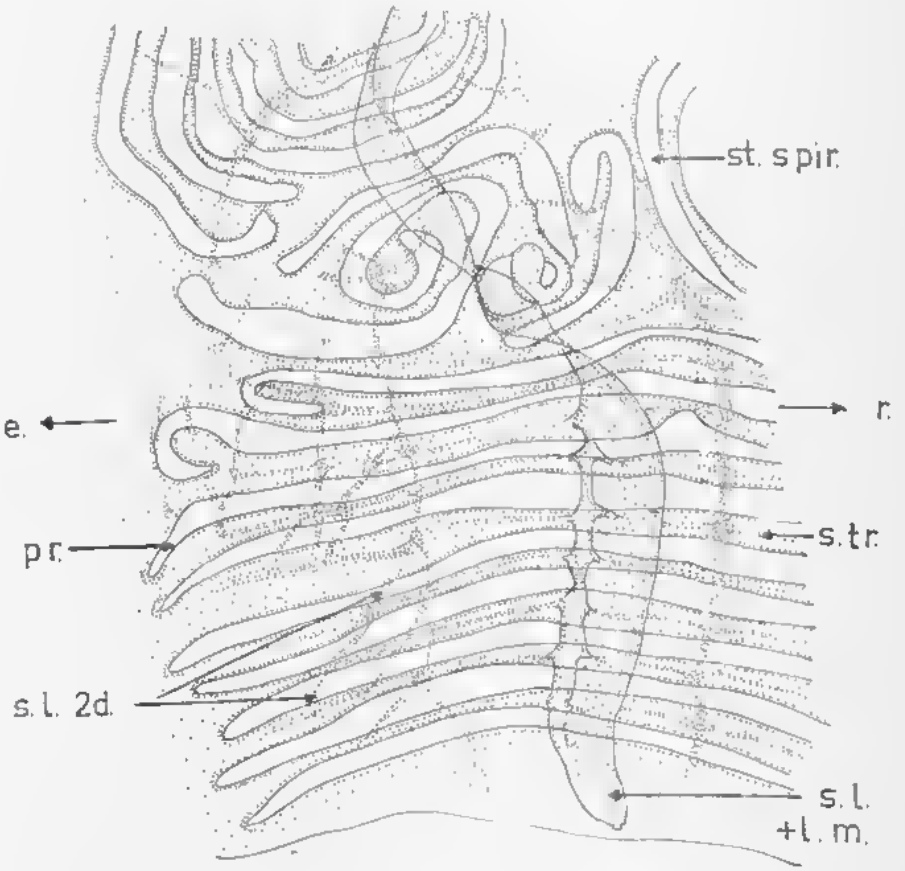


Fig. 9. — *Heterostigma gonochorica* n. sp. : détail de la branchie au voisinage de l'endostyle. (e. endostyle; l.m. lame membraneuse; r. raphé; pr. protostigmate; s.l. sinus longitudinal; s.tr. sinus transverse; st. spir. stigmate spiralé).

Sur la septième rangée d'infundibula, et de chaque côté de l'endostyle, on peut découvrir des sinus longitudinaux irréguliers traversant toute la série de protostigmates. Mais ils ne sont jamais surmontés d'une lame membraneuse (fig. 8). Les protostigmates (9 ou 10) restent indivis. Leurs extrémités, surtout du côté du raphé, se terminent en crosse. Ils sont régulièrement séparés par un sinus transverse. Les infundibula, constitués d'un

Source : MNHN, Paris

seul stigmate montrent jusqu'à 7 tours de spire, selon l'âge. Le stigmate qui les constitue est irrégulièrement recoupé dans les tours les plus externes. L'ensemble de l'infundibula est parcouru de sinus radiaires d'ordre plus élevé. Les sinus transverses entre les infundibula sont très irréguliers.

Le tube digestif forme une boucle fermée. L'œsophage long, horizontal, débouche dans un estomac semblable à ceux des autres *Heterostigma*. L'intestin monte ensuite verticalement jusqu'à la 2e ou 3e rangée d'infundibula, puis se replie sur lui-même. Cette 2e partie de la boucle présente un renflement en tonnelet. Le rectum forme alors un angle droit et croise l'œsophage. L'anus est lisse à deux lèvres peu marquées (fig. 7, B).

FIG. 10. — *Heterostigma gonochorica* n. sp. : dissection d'un individu femelle monstrueux.

La face externe de l'estomac est le plus souvent dépourvue de papilles hépatiques.

Les gonades ne sont pas hermaphrodites. On a réellement ici une espèce gonochorique. Nous décrirons successivement les gonades des individus ♂ et ♀. Nous donnerons dans une discussion ultérieure, les preuves de ce gonochorisme.

La gonade ♂ apparaît au stade jeune avec 3 lobules spermatiques (fig. 31, 7). La gonade adulte a une forme générale de haricot. Elle est composée de très nombreux lobules de structure uniforme. Ces lobules débouchent à maturité dans de petits canaux spermatiques qui se réunissent dans le hile du « haricot » en un spermiducte long, parallèle à l'endostyle, qui débouche par une papille dans la cavité atriale, à la base de la branchie (fig. 7, B et fig. 7, D).

La gonade des individus ♀ a une forme variable, généralement ovale; elle peut être déformée selon l'importance prise par la cavité incubatrice.

Source : MNHN, Paris

Caractères comparatifs des espèces du genre HETEROSTIGMA

	H. fagei	*H. reptans*	*H. gonochorica*	*H. separ*
Taille max. . . .	2 mm	3,5 mm	5,5 mm	7 mm
Rhizoïde	0 à 1	1 à 4	0 à 1	0 à 1
Siphons.	opposés	à 120°	opposés	à 90°
Tentacules	simples 2 ordres	simples 2 ou 3 ordres	en T et simples	simples 2 ordres
T.V..	petit rond	petit rond	petit rond	petit rond
Sinus longit.. . .	6 avec papilles	6 sans papilles	6 sans papilles	6 sans papilles
Protostigmates . .	5 à 6 rangs	10 rangs environ	10 rangs environ	5 à 12 rangs
Infundibula. . . .	6 rangs section ronde	7 rangs section carrée	7 rangs section ronde	8 rangs section ronde
Stigmate spiralé. .	3 tours non recoupés	4 tours non recoupés	7 à 8 tours irréguliers recoupés	5 à 8 tours réguliers recoupés
Boucle intestinale .	fermée	ouverte	fermée	fermée
Papilles hépatiques	1 sorte	2 sortes	2 sortes	2 sortes
Rectum	lisse	lisse	renflé aux 2/3	1 côte saillante
Anus	entier	entier	bilobé	bilobé
Gonade.	♂ ronde	♂ ovale	♂ réniforme ♀ arrondie	♂ réniforme
Oviducte.	long	court	court	court

Source : MNHN, Paris

Située un peu plus haut que ne l'est le testicule chez les individus ♂, elle possède un oviducte de longueur variable parallèle à l'endostyle. La cavité incubatrice a une paroi propre (fig. 7, C). Elle peut prendre des dimensions considérables et envahir toute la partie droite du corps de l'Ascidie. Chez un individu femelle, nous avons compté plus de 100 têtards. Les têtards mesurent 250 μ en moyenne, ils sont pourvus d'une queue droite de même taille et d'un statocyste. Ils présentent déjà dans la cavité incubatrice une tunique épaisse (Pl. IV et Pl. VI).

Nous signalons aussi la présence d'un monstre parmi tous les animaux disséqués dont nous nous contentons de donner la figure (fig. 10).

Avant de développer avec plus de détails le caractère exceptionnel de ce gonochorisme chez une Ascidie simple, il nous semble nécessaire de comparer les traits morphologiques des espèces contenues dans le genre *Heterostigma*, puisque nous avons la chance de les avoir au complet. Ce genre prend d'ailleurs une importance toute particulière puisque tous les représentants connus à ce jour sont endopsammiques.

Nous avons récolté jusqu'à présent quatre espèces du genre *Heterostigma* : *H. fagei*, *H. reptans*, *H. gonochorica* et *H. separ*. Nous pouvons donc plus facilement préciser la valeur systématique de différents points morphologiques. Nous attacherons une importance particulière à la structure branchiale, à la forme et à la disposition des gonades. Le tube digestif représente aussi un caractère important, mais il est en général, peu variable.

Nous donnons ci-contre, un tableau comparatif des caractères morphologiques des espèces du g. *Heterostigma*. Nous ne faisons pas de différences entre les deux populations de *H. separ*.

Ce tableau montre immédiatement l'homogénéité du genre *Heterostigma* (1). Nous pouvons en déduire une clef des espèces en nous basant sur les caractères les plus nets :

— des papilles sur les sinus longitudinaux, au moins les plus médians . . . . . *H. fagei*
— pas de papilles sur les sinus longitudinaux
  — une gonade ♂ seule, ou une gonade ♀ avec une cavité incubatrice . . . . . *H. gonochorica*
  — une gonade hermaphrodite
    + infundibulum formé d'un stigmate en spirale non recoupé, le rectum ne croise pas l'œsophage . *H. reptans*
    + stigmates régulièrement recoupés sous le sinus longitudinal, le rectum croise l'œsophage . . . *H. separ*

C. — Famille des Molgulidae

1° **Molgula hirta** n. sp. (fig. 11, 12, 13).

Cette petite molgule libre mesure 2 à 4 mm. Elle vit en Suède dans une passe de sable très grossier dans le Gullmar fjord à Strommaranna.

(1) Nous rappelons que le g. *Heterostigma* est pris au sens de Arnbäck-Christie-Linde 1924, comme nous l'avons précisé plus haut.

Source : MNHN, Paris

C'est une espèce interstitielle, enfouie dans des graviers siliceux situés à quatre mètres de profondeur.

L'animal n'a pas l'aspect d'une Molgule mais plutôt celui d'une *Styelidae*. On ne peut pas le confondre, même à première vue, avec *Molgula oculata*, *Eugyra arenosa* et *E. connectens* qui habitent des sédiments proches. Le corps du *Molgula hirta* est entièrement revêtu de graviers, mais la tunique

FIG. 11. — *Molgula hirta* n. sp. : A, habitus d'un animal débarrassé de sa couverture sableuse; B détail de la branchie; C, détail de la branchie — les sinus parastigmatiques n'ont pas été représentés pour mettre en évidence les papilles des sinus longitudinaux; D, tentacules.

Source : MNHN, Paris

est dure, épaisse, résistante, le revêtement sableux s'étend jusque sur les siphons. Une fois débarrassée des graviers qui lui sont attachés, la tunique grise apparaît couverte de petites papilles de longueur et de disposition irrégulières. Sur les siphons elles sont plus importantes, plus serrées (fig. 11, A) Le corps arrondi est légèrement aplati sur la face dorsale. Le siphon buccal long est bordé de six lobes cônigues, terminés en pointe, irrégulièrement développés selon les individus. Les deux lobes buccaux les plus dorsaux sont les plus longs, dressés dans le prolongement du siphon ou rabattus à l'extérieur. Immédiatement sous les lobes buccaux, sur la paroi externe du siphon on rencontre trois ou quatre prolongements triangulaires de même forme mais plus petits.

Le siphon cloacal porte quatre lobes disposés en croix, plus trapus que ceux du siphon buccal et plus réguliers. Sous ceux-ci, sur la paroi externe du siphon commence le revêtement serré de papilles digitiformes cité plus haut (fig. 11, A).

A la plupart de ces papilles sont fixés des grains de sable. Il n'y a pas de colmatage par des particules fines dans les interstices. Par contre, les lobes des siphons restent libres de tout revêtement minéral, ce qui les rend particulièrement visibles.

Le manteau adhère etroitement à la couche la plus interne de la tunique. Il est mince, peu musclé, sauf à proximité des siphons où les fibrilles musculaires prennent un très grand développement (fig. 12, A et B).

Les tentacules (fig. 11, D), peu nombreux, (8 en général), de deux ordres, sont ramifiés de façon irrégulière et assymétrique, recourbés et séparés par de petits boutons. Ils sont insérés à la base d'un velum bien différencié.

Le tubercule vibratile est toujours grand, en forme de C. Son ouverture est dirigée soit vers le raphé, soit à gauche, soit à droite. Nous n'avons pu trouver deux fois la même disposition dans les quatre exemplaires disséqués. Le tubercule vibratile saillant est placé au-dessus du ganglion nerveux.

Le raphé est représenté par une lame mince, très élevée, dont la hauteur croît du tubercule vibratile à l'entrée de l'œsophage. Son bord interne est découpé en languettes triangulaires de plus en plus serrées vers la partie inférieure de la branchie. Dans sa partie terminale, le raphé contourne l'œsophage à gauche puis se relie directement à la base des sinus longitudinaux de la branchie. Les sinus qui forment les plis branchiaux, sont eux-mêmes prolongés en papilles triangulaires semblables à celles du raphé (fig. 12, C). Une structure semblable a déjà été décrite par H. DE LACAZE-DUTHIERS à propos de *Clenicella lanceplani*.

La branchie porte 6 plis de chaque côté surmontant des infundibula. En réalité un septième rang d'infundibula est présent contre l'endostyle, mais il n'est pas complet. Chaque pli est constitué de 1 à 4 sinus longitudinaux. Ils s'élèvent peu au-dessus de la lame fondamentale. Les infundibula sont donc peu profonds, parfois à peine marqués. Tous les sinus longitudinaux portent des papilles irrégulières, assez souvent élargies en bouton á leur extrémité libre (fig. 11, B et C).

Des papilles analogues avaient déjà été signalées chez *M. socialis* Alder par LACAZE-DUTHIERS mais elles étaient situées non pas sur les sinus longitudinaux, mais sur les sinus parastigmatiques : « On trouve une disposition spéciale qui est rare et que nous rencontrons pour la première fois dans le groupe des Molgules. Sur la face interne de la branchie on voit de

Source : MNHN, Paris

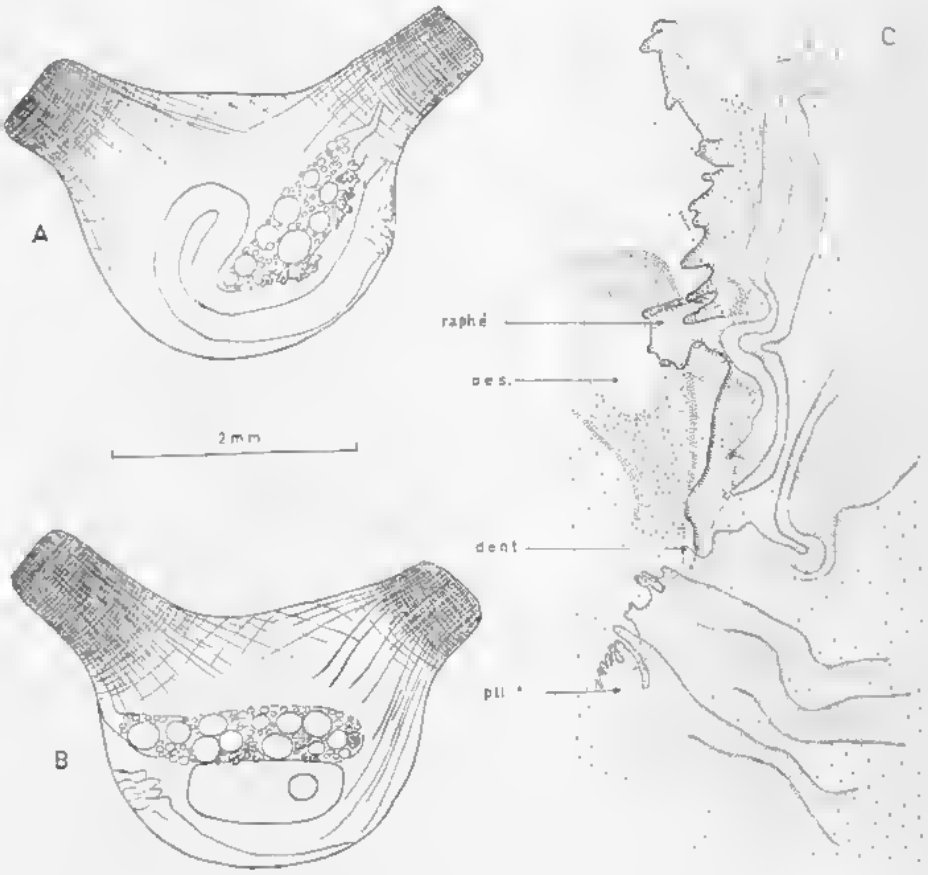


FIG. 12. — *Molgula hirta* n. sp. : A, face gauche; B, face droite; C, raphé et groupement des plis autour de l'entrée de l'œsophage.

nombreuses papilles s'élever sur les parois des vaisseaux capillaires constituant les mailles du filet. »

ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE signale aussi la présence de papilles sur la lame fondamentale, entre les plis branchiaux chez *Molgula malvinensis* Ä. C. L. 1938.

A ma connaissance personne n'a signalé, jusqu'à présent, de papilles sur les sinus longitudinaux chez les molgules. Ce caractère est certainement important pour la systématique.

Les sinus transverses sont bien développés. Seuls ceux de premier ordre sont réguliers et larges. Il en existe aussi de deuxième ordre, mais ils sont la plupart du temps remplacés par un réseau compliqué de sinus parastigmatiques qui s'étend en tous sens dans les mailles carrées de la branchie limitées par les sinus longitudinaux et les sinus transverses de premier ordre. Les sinus transverses et les sinus parastigmatiques ne portent pas de papilles.

La lame branchiale dans sa partie plane et mince est peu perforée. Les stigmates prennent des formes irrégulières (fig. 11, B et C) et se disposent rarement en spirales. Les infundibula ont deux sommets entre chaque sinus transverse de façon constante.

Source : MNHN, Paris

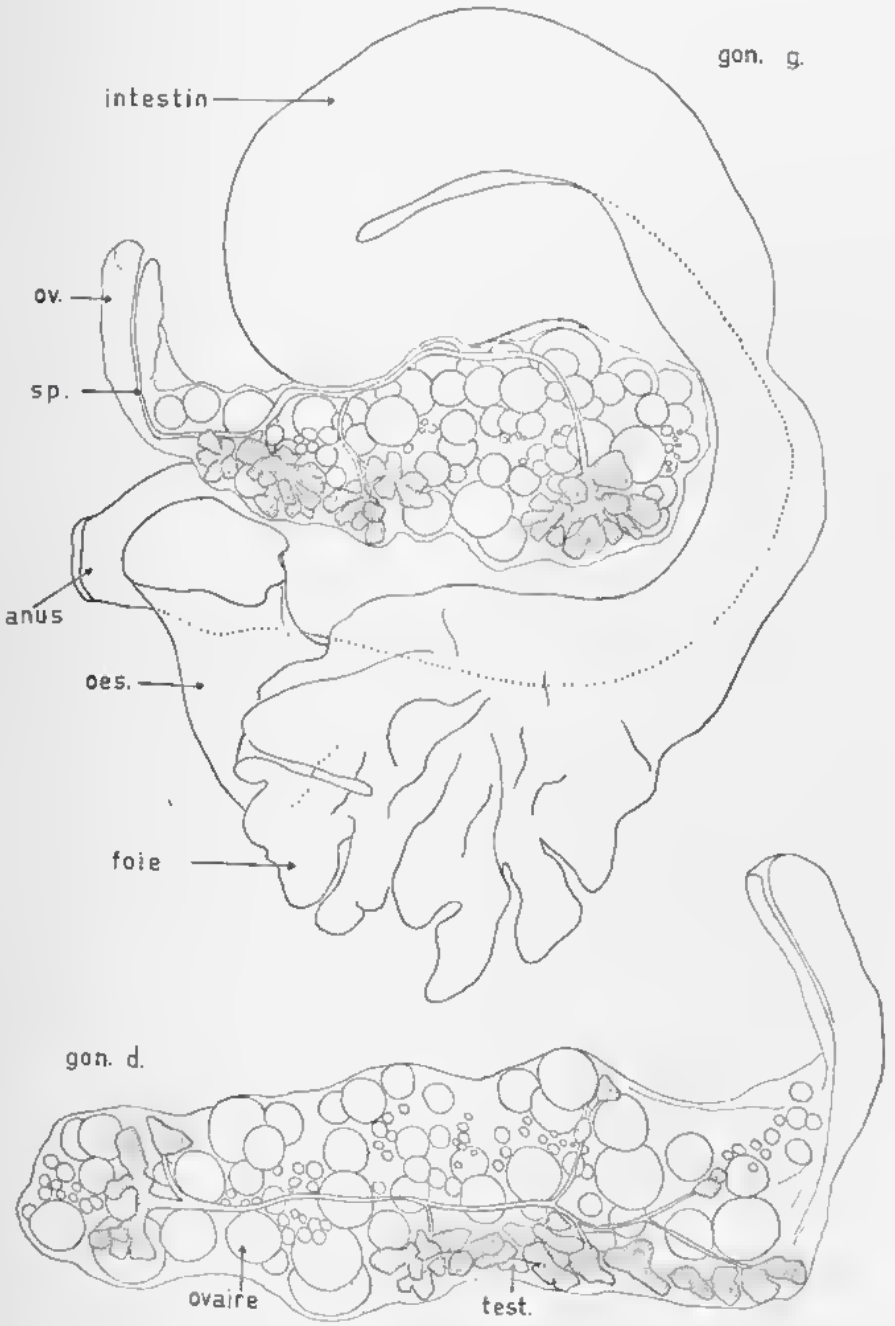


FIG. 13. — *Molgula hirta* n. sp. : en haut — tube digestif et gonade gauche face interne; en bas — gonade droite face interne.

Source : MNHN, Paris

Les formules branchiales observées sont les suivantes :

G – R – 2 – 3 – 3 – 2 – 2 – 1 – 0 E
D – R – 2 – 3 – 3 – 3 – 2 – 1 – 0 E

G – R – 2 – 1 – 1 – 3 – 2 – 1 – 0 E
D – R – 2 – 1 – 1 – 3 3 – 2 – 1 – 0 E

G – R – 2 – 3 – 2 – 2 – 2 – 1 – 0 E
D – R – 2 – 3 – 3 – 2 – 2 – 1 – 0 E

C – R – 2 – 1 – 4 – 1 – 3 – 2 – ½ (incomplet) E
D – R – 2 – 4 – 1 3 – 2 – 2 – ½ (incomplet) E

Dans ces formules nous avons représenté par 0 ou 1/2 ce qui correspond à la septième rangée d'infundibula près de l'endostyle. En effet, il existe bien une septième spirale chez tous les individus, mais peu développée, surmontée ou non d'un sinus longitudinal. Si ce sinus existe il n'est jamais complet. De toutes façons, il n'y a jamais de perforations branchiales entre ce sinus, quand il existe et l'endostyle.

L'endostyle est droit, assez étroit, il ne présente aucun caractère particulier.

Le tube digestif a un aspect normal. Entièrement replié sur lui-même, il forme une boucle complètement fermée. La boucle intestinale est elle-même repliée en forme de C dont la courbure est occupée par la gonade gauche. L'anus à bord entier est exactement situé sous l'entrée de l'œsophage (fig. 12, A et fig. 13). L'estomac, peu marqué, est allongé et recouvert du côté ventral externe par le foie, formé de plis larges et irréguliers, colorés en vert sur le vivant.

Les gonades hermaphrodites sont semblables de chaque côté. Elles sont allongées, constituées d'un ovaire central et de lobules testiculaires périphériques. Ces lobules sont surtout disposés du côté ventral de la gonade aussi bien à gauche qu'à droite (fig. 13).

L'oviducte, long et large, fait avec l'ovaire un angle droit. Les orifices femelles de chaque côté sont contigus à la base du siphon cloacal. Les canaux déférents issus des lobules testiculaires se réunissent en un spermiducte qui suit l'oviducte. Ce conduit s'ouvre par une papille au niveau de l'orifice femelle.

La gonade gauche occupe toute la boucle secondaire du tube digestif, la gonade droite est allongée sur le rein parallèlement à lui. Le rein, ovale, parfois presque rectangulaire prend une place importante sur la face droite de l'Ascidie. Il contient une ou plusieurs concrétions calcaires sphériques.

Cette espèce présente avec des caractères de Molgule typique, quelques points originaux. Sa morphologie externe est peu étonnante, sauf peut-être en ce qui concerne la taille vraiment réduite et la dureté de la tunique. Mais la disposition des siphons, la présence des papilles, le revêtement sableux, sont autant de caractères communs que l'on retrouve aussi bien chez des animaux de la côte européenne et de la côte américaine de l'Atlantique.

Les caractères branchiaux, par contre, font de *Molgula hirta* une espèce originale. Les plus frappants sont, sans aucun doute, la présence de papilles sur les sinus longitudinaux. Nous n'avons rien trouvé d'équi-

Source : MNHN, Paris

valent dans la bibliographie. Mais il est intéressant de signaler aussi la position intermédiaire de notre nouvelle espèce entre les Molgules à six plis branchiaux et celles qui en possèdent sept. On ne peut parler ici d'une croissance non terminée. Il n'existe pas sur la dernière rangée d'infundibula de papilles annonçant la formation d'un nouveau sinus. Il y a des vaisseaux, mais pas de lame élevée sur la dernière rangée de stigmates. Enfin la liaison des sinus longitudinaux dans leur partie inférieure et leur développement en papilles allongées des deux côtes de l'œsophage est encore un caractère peu fréquent. Cependant, chez les *Pyuridae* (g. *Pyura* et *Halocynthia*) des papilles existent en prolongement des sinus longitudinaux. Ceci correspond tout à fait à la description remarquable de Lacaze-Duthiers pour *Clenicella lanceplani*, mais cette dernière espèce n'a que très peu de rapports avec la nôtre.

Le développement de *Molgula hirta* n'a pu être étudié, faute de matériel. Il en est de même pour sa biologie. Nous pouvons simplement préciser que l'animal est très peu mobile. Les siphons ne peuvent se rétracter entièrement, ni même s'invaginer à cause du revêtement sableux qu'ils portent. Par contre leur musculature est très développée.

2° Formes jeunes de Molgulidae.

Dans tous les sables grossiers qui contiennent à Banyuls-sur-Mer, des Ascidies interstitielles, nous avons trouvé de jeunes individus appartenant au genre *Molgula*. Mais les molgules adultes sont rares dans le même milieu. On a trouvé *Molgula oculata* Forbes, mais nous ne possédons aucun animal de taille intermédiaire entre les formes jeunes, à mode de vie interstitiel, et les Molgules adultes. Nous ne pouvons donc dire avec certitude s'il s'agit de la même espèce.

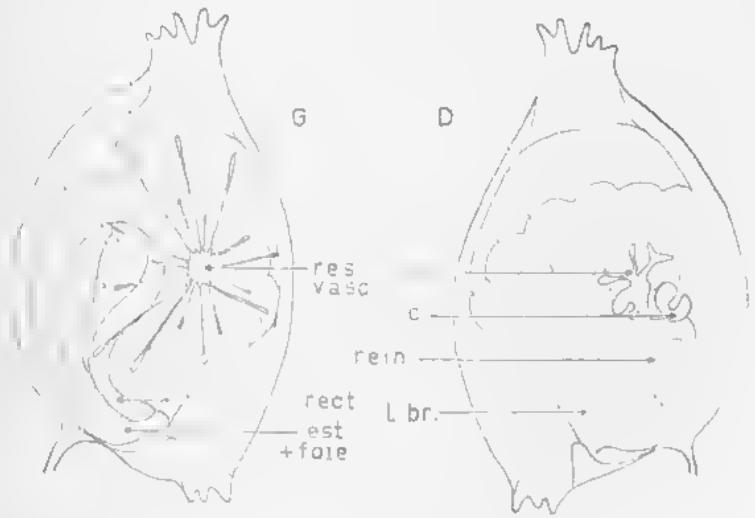


Fig. 14. — *Molgula oculata* jeune : G, face gauche; D, face droite. (c, cœur; est, estomac; l.br, lame branchiale; rect, rectum; res.vasc, réseau vasculaire.)

Source : MNHN, Paris

D'autre part, dans les mêmes sédiments, il existe à Banyuls une espèce du genre *Eugyra*. Les très jeunes individus de ce genre ne peuvent se distinguer de ceux du genre *Molgula*, et il est fort possible que l'on ait à la fois dans le sable *Molgula oculata* et *Eugyra arenosa*.

L'habitus de ces petites Ascidies est constant (fig. 11) et correspond tout à fait à celui de formes réellement interstitielles telles que *Psammostyela delamarei* et *Heterostigma fagei*. La taille de ces exemplaires varie entre 0,5 et 3 mm. La forme générale, avec des siphons opposés, un allongement du corps, la présence d'un long et fin rhizoïde, correspond exactement aux adaptations à la vie interstitielle vues plus haut; mais ces animaux sont tout de même difficiles à confondre avec les précédents : leur tunique extrêmement transparente permet de voir facilement les organes internes et en particulier le granule sphérique contenu dans le rein et coloré en jaune. Cette concrétion existe même chez les individus les plus jeunes, qui possèdent seulement deux stigmates.

Les siphons sont pourvus de lobes tunicaux, développés surtout à l'extrémité du siphon buccal en 6 papilles pointues. Le siphon cloacal présente seulement 4 festons peu marqués. Ces lobes ressemblent à ceux que l'on trouve chez *Molgula hirta* n. sp. La face ventrale est plus bombée que la face dorsale et porte un ou deux fins rhizoïdes. Sur les faces gauche et droite, le réseau vasculaire est très développé, disposé en étoile (fig. 14, res. vasc.).

Ces ampoules vasculaires sont le siège d'une circulation intense, visible à travers la tunique. Elles subsistent sous la même forme dans tous les stades observés, même quand l'ébauche des gonades est déjà apparue.

Les tentacules assez gros sont alternativement courts et longs à ramifications de deux ordres. Le raphé en lame élevée, continue, est net même chez les individus qui ne possèdent que 4 rangs de stigmates.

La branchie représente les stades normaux d'évolution chez les Molgules tels qu'ils ont été décrits par Burrill. Les stigmates sont disposés par paires dans la partie supérieure de la jeune branchie, au-dessus de protostigmates indivis. Les sinus transverses sont peu marqués. Les sinus longitudinaux commencent à se dédoubler par la poussée de papilles pour former de véritables plis.

Le tube digestif débute par un œsophage long, courbe, ce qui porte l'estomac et le foie du côté gauche de l'Ascidie. L'intestin isodiamétral se relève en une boucle fermée, haute (fig. 14, C). Chez les très jeunes individus cette boucle reste simple. Chez les animaux un peu plus âgés, l'intestin subit une deuxième courbure vers le côté dorsal. Le siphon cloacal a subi alors une légère migration qui le rapproche du siphon buccal, la croissance des sinus étant plus rapide sur la face ventrale que sur la face dorsale.

Les gonades apparaissent chez des individus de 2 à 3 mm. Ce sont les éléments mâles qui se différencient les premiers et qui permettent à un stade très jeune de déterminer l'emplacement des gonades. Les vésicules spermatiques sont disposées autour d'un cylindre dans lequel sont contenus des centres générateurs d'ovocytes. La gonade droite est située au-dessus du rein, la gauche suit le tube digestif, mais à l'extérieur de la boucle intestinale, position caractéristique du g. *Molgula*.

Cette jeune Molgule dont nous venons de donner les principaux caractères, ne présente aucun trait vraiment spécifique. Pour Banyuls nous l'attribuons à l'espèce *Molgula oculata* Forbes.

Source : MNHN, Paris

Mais, ces jeunes *Molgulidae* n'existent pas seulement en Méditerranée. Dans les sables grossiers de la Manche (Roscoff) et de l'Atlantique Nord (Kristineberg, Espegrend), nous avons récolté des animaux tout à fait semblables par leur habitus, leur taille, leur stade d'évolution branchiale et sexuelle.

Voyons d'abord les stations de Roscoff. A Bloscon, Men guen braz, Terenez, nous trouvons, en été seulement, des jeunes *Molgula*, semblables en tous points à l'espèce que nous venons de voir provenant de Banyuls. Mais nous avons aussi des exemplaires très voisins, différenciables seulement par la présence d'un fin chevelu de rhizoïdes sur la tunique, et une ébauche de gonade dans la boucle intestinale et non plus à l'extérieur de celle-ci. Nous pensons qu'il s'agit vraisemblablement de jeunes *Eugyra arenosa* Alder et Hancock. Les adultes sont assez communs dans les mêmes fonds. Mais comme pour les *Molgula*, nous n'avons pas trouvé d'intermédiaires entre les exemplaires de 3 mm et ceux qui mesurent 8 à 10 mm. Nous tenterons de donner une explication à ce phénomène un peu plus loin.

Étant donné le nombre élevé d'espèces de Molgules signalées à Roscoff, nous ne voulons pas tenter d'attribuer l'un des jeunes exemplaires du sable à une espèce déterminée puisque, cette fois encore, aucun caractère systématique précis n'est développé chez ces individus. Il est très possible d'ailleurs que ces formes à siphons opposés, douées d'une certaine mobilité et d'un mode de vie véritablement interstitiel, constituent une étape normale du cycle de vie de certaines *Molgulidae*.

En effet, si nous les trouvons à Banyuls et à Roscoff, nous les rencontrons encore dans les sables des côtes de Suède et de Norvège. Là encore, la forme externe est toujours la même; siphons opposés terminés par des lobes pointus, présence d'un rhizoïde, développement précoce des fibres musculaires, donc grande mobilité, tunique sans revêtement sableux. Comme à Roscoff, il n'est pas possible d'attribuer un nom d'espèce à ces formes trop jeunes. Mais il s'agit certainement de plusieurs espèces, peut-être plusieurs genres.

Comment peut-on expliquer l'abondance de ces jeunes individus, parallèlement à la faible fréquence des adultes puisqu'il s'agit vraisemblablement des mêmes animaux? Deux possibilités sont à envisager :

1) Soit les adultes n'habitent pas le même milieu que les jeunes. Les têtards nageurs auraient une activité suffisante pour coloniser une étendue plus vaste que celle où se trouvent les adultes. Il faut imaginer alors une mortalité accrue et assez importante de ces petites Ascidies au moment de la formation des gonades. Ceci expliquerait la brusque diminution du nombre d'individus à partir d'une certaine taille.

2) Il est possible que les jeunes individus récoltés proviennent de la ponte d'animaux de moins d'un an, et que l'on ait affaire à une deuxième génération. Celle-ci se développerait plus lentement que la précédente et serait bloquée à un certain stade de croissance.

Les deux hypothèses peuvent d'ailleurs être combinées. Une étude prolongée sur les Molgules serait nécessaire pour élucider cette question. Mais il n'en reste pas moins que les jeunes, quelle que soit l'espèce à laquelle ils appartiennent, ont bien un mode de vie interstitiel. Il serait intéressant de savoir comment se présentent et où vivent les jeunes des Molgules qui vivent dans des sédiments plus fins. Mais les divers stades de croissance ne sont jamais décrits dans la littérature et l'étude du développement des

Source : MNHN, Paris

nombreuses espèces de Molgules dépasse le cadre de ce travail. Les difficultés sont dues essentiellement au cycle annuel de ce groupe, puisque ces animaux disparaissent totalement en hiver, au moins en Europe. LACAZE-DUTHIERS l'avait déjà remarqué.

D'après tout ce que nous venons de dire, il est permis de penser qu'il existe des *Molgulidae* interstitielles adultes. Nous avons vu déjà *Molgula hirta* n. sp. Mais il y en a certainement d'autres, car il semble que l'adaptation à la vie dans le sable soit plus facile pour une famille qui vit déjà sur ce milieu. La néoténie, de règle chez les autres familles d'Ascidies interstitielles, si elle se réalise chez les Molgules, aboutit directement à des formes réellement interstitielles pour toute la durée de leur cycle.

Mais il est permis de penser aussi que les *Molgulidae* constituent un groupe déjà très évolué. Il aurait alors des difficultés plus grandes pour s'adapter. On constate, en effet, que l'ensemble des *Molgulidae* constitue un tout homogène, d'habitus et d'organisation interne très semblables. Les différences génériques sont elles-mêmes faibles. On est peut-être en présence d'une famille plus jeune qui n'a pas encore eu le temps de se diviser en plusieurs directions évolutives. En réalité, nous croyons plutôt que les formes interstitielles à l'état adulte des *Molgulidae* restent à découvrir.

II. — ORDRE DES PHLÉBOBRANCHES

A. — FAMILLE DES ASCIDIIDAE

1° **Psammascidia teissieri** F. Monniot 1962 (1), (fig. 15, Pl. II).

La découverte de cette espèce à la station biologique de Roscoff a permis d'ajouter une nouvelle famille au groupe des Ascidies interstitielles : celle des *Ascidiidae*. Mais il s'agit aussi d'un ordre, les Phlébobranches, dont on ne connaissait pas de forme interstitielle. Nous avons vu jusqu'à présent des *Styelidae*, des *Pyuridae* et des *Molgulidae* qui font partie des Stolidobranches. Nous avons remarqué la convergence morphologique des représentants de ce groupe. Nous allons maintenant examiner successivement une *Ascidiidae* et une *Corellidae* qui se ressemblent beaucoup en vue externe et qui se sont adaptées de façon similaire à la vie interstitielle, mais dans une direction opposée à celle du groupe précédent.

Donnons d'abord une brève description de ces formes.

Psammascidia teissieri mesure à l'état adulte de 1,5 à 3,5 mm (Pl. II). Cette espèce se trouve dans les sables grossiers, près de Roscoff, à une profondeur d'environ 10 mètres, sous le zéro des cartes, aussi bien dans le sable coquillier de Bloscon que dans l'arène granitique de l'anse de Terenez.

La tunique, très mince, est molle, extrêmement transparente. Quelques grains de sable sont irrégulièrement fixés à sa surface. Le corps rétractile dans la tunique, mais sans pouvoir l'entraîner dans ses mouvements, est

(1) MONNIOT (F.), 1962. — Présence à Roscoff d'une Ascidiidae interstitielle : *Psammascidia teissieri* n.g., n. sp.
C.R. Acad. Sci. Paris, **255**, (2656-2658).

Source : MNHN, Paris

aplati, même à l'état vivant. La tunique ne pouvant se déplacer, la seule mobilité de l'Ascidie est due au siphon cloacal, contractile parce qu'il porte un champ de bandelettes musculaires (fig. 15, A et B). Les siphons, éloignés l'un de l'autre ne sont pas saillants mais le plus souvent invaginés dans une dépression de la tunique.

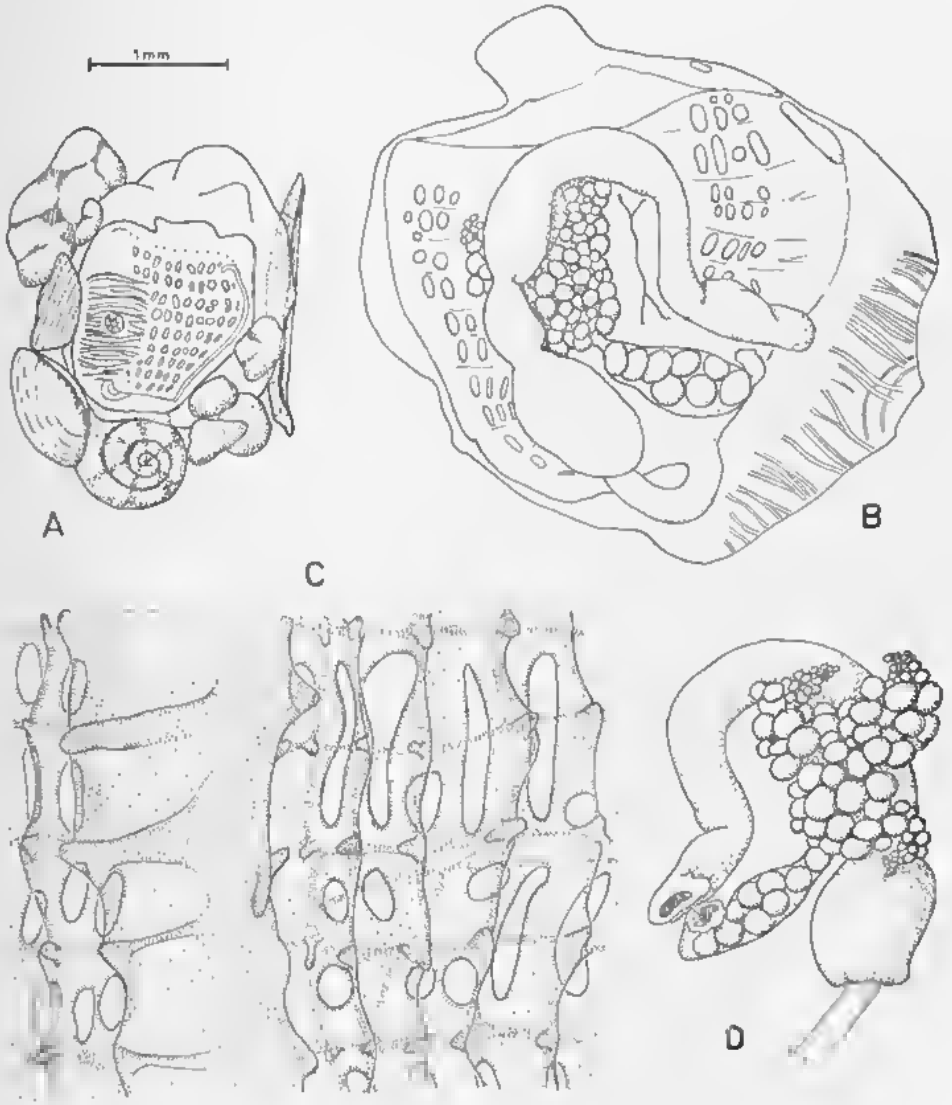


FIG. 15. — *Psammascidia teissieri* : A, habitus face droite; B, face gauche tunique enlevée; C, branchie; D, tube digestif et gonade face interne.

Cet animal est extrêmement fragile et la tunique se déchire avec une grande facilité. Il n'a pas été possible d'obtenir des animaux en assez bon état pour les conserver en aquarium plus de trois jours. Après ce laps de temps, les tissus subissent une involution, la tunique se gonfle, les organes se désorganisent et ne forment plus qu'un amas de tissus, sphérique.

Source : MNHN, Paris

Nous n'avons obtenu, jusqu'à présent, que huit individus en tout.

Les tentacules, le tubercule vibratile, le ganglion nerveux n'ont pas de caractères particuliers. Le manteau, très mince ne possède pas de longues fibres musculaires, sauf dans la région du siphon cloacal.

La branchie ressemble tout à fait à une branchie de Phlébobranche, mais elle diffère un peu de celle des *Ascidia*. Elle est très fine et très régulière, parcourue de sinus longitudinaux uniformément recoupés de sinus transverses de 1er et de 2e ordre. Mais les sinus transverses, s'ils sont nets, ne se détachent pas de la lame fondamentale pour former des ponts comme c'est le cas chez les espèces du genre *Ascidia*. Ce caractère branchial, générique est important surtout quand on l'ajoute aux autres caractères anatomiques que nous verrons plus loin. A l'intersection des sinus longitudinaux et transverses, s'élèvent des papilles longues, à une ou deux têtes, parfois très étirées (fig. 15, C). On ne compte généralement qu'un stigmate ou deux par maille.

Le raphé est constitué d'une membrane fine et très basse, mais hérissée de lobes triangulaires très développés, en languettes.

Le tube digestif, placé à gauche de la branchie décrit une boucle ouverte dans laquelle se place la gonade hermaphrodite. L'oviducte est élargi en fuseau et bourré d'œufs (fig. 15, D). Son orifice est situé contre l'anus. L'ovaire est formé de 3 ou 4 lobes dont les extrémités s'étirent en pointe et se disposent en éventail, tandis que leurs centres sont réunis en une seule masse, sur l'estomac et l'intestin. La partie mâle de la gonade est située sur le post-estomac entre l'ovaire et celui-ci. Elle est invisible sans dissection.

L'estomac est couvert d'un réseau de très fines ampoules, révélées sous forme d'une granulation par les colorants ; ce sont les vésicules pariétales. Le post-estomac qui existe dans le genre *Psammascidia*, contribue à l'éloigner du genre *Ascidia*. Il est net chez tous les individus.

Les jeunes de *Psammascidia keissieri* n'ont pu être trouvés dans le sable. On suppose que l'espèce est ovipare : les œufs séjournent dans l'oviducte, mais nous n'y avons jamais trouvé de têtards. Nous n'avons pas pu observer la ponte. L'animal semble avoir un cycle annuel, car il n'a pu être trouvé à Roscoff qu'en août, septembre et octobre. Des recherches prolongées en hiver n'ont pas permis d'extraire du sable un seul individu.

B. — Famille des Corellidae

Dextrogaster suecica F. Monniot 1962 (1), (fig. 16).

Plus petite que la précédente (0,8 à 1,3 mm) cette espèce ressemble beaucoup à *Psammascidia keissieri*. La consistance de la tunique, sa transparence, la disposition des siphons, la branchie, la forme de la boucle intestinale, tout concourt à donner à ces animaux le même habitus (fig. 16, A). Ils appartiennent pourtant à deux familles différentes. Le tube digestif, situé à droite de la branchie chez *Dextrogaster*, ne peut laisser aucun doute à ce sujet. Un examen attentif montre cependant quelques différences ; 6 ou 7 lobes tunicaux prolongent le siphon buccal chez *Dextrogaster*, mais

(1) Monniot (F.), 1962. — *Dextrogaster suecica* n.g., n. sp., Ascidie interstitielle des graviers du Skagerrak, *C.R. Acad. Sci.*, **255**, (2820-2822).

Source : MNHN, Paris

la musculature cloacale manque totalement. Par contre on distingue quelques très fines bandelettes musculaires longitudinales sur le siphon buccal, invisibles chez *Psammascidia*.

Dextrogaster suecica a d'abord été trouvée dans les graviers de la côte Ouest de Suède à 25 mètres de profondeur environ. Cette espèce a été retrouvée ensuite en 5 exemplaires dans des graviers proches de la station

FIG. 16. — *Dextrogaster suecica* : A, habitus face droite; B, tube digestif et gonade face interne; C, détail de la branchie.

Source : MNHN, Paris

marine d'Espegrend (Norvège) à 4 mètres de profondeur dans la même localité que la petite *Pyuridae*, *Heterostigma reptans*. Les individus de Norvège récoltés à la fin du mois d'Août possèdent tous des gonades. Ils sont identiques à ceux de Suède.

Comme chez *Psammascidia*, le corps est aplati latéralement et n'adhère à la tunique que par les siphons.

La structure branchiale est très simplifiée : il existe des ponts longitudinaux complets seulement dans la partie moyenne de la branchie. Ils sont réduits ailleurs à des papilles trifurquées. Il n'existe pas de ponts transverses, mais des sinus régulièrement disposés. Aux angles de chaque maille s'élèvent des papilles simples mais très développées (fig. 16, C). Les stigmates sont droits, disposés en 8 rangs, chaque maille en contient deux ou trois.

Le raphé est court en languettes.

Le tube digestif (fig. 16, B) est situé à droite de la branchie. L'œsophage est long, arqué. Il débouche dans un estomac divisé en deux parties : la première est bien individualisée, cylindrique, séparée de la deuxième plus petite par un étranglement. L'intestin se replie pour former une boucle ouverte. Il est divisé lui aussi en deux parties par un étranglement.

La gonade hermaphrodite est logée dans l'anse intestinale, et déborde le tube digestif du côté externe. La partie mâle est placée contre l'estomac, elle n'est jamais très étendue. L'oviducte n'est pas visible sur nos échantillons. Nous n'avons pas trouvé d'embryons en incubation.

Le genre *Dextrogaster* présente plusieurs convergences avec le genre *Psammascidia* : aspect externe, tube digestif divisé, structure branchiale simplifiée. La taille de ces deux genres est considérablement réduite par rapport à toutes les autres Phlébobranches connues.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

EXAMEN CRITIQUE DE CERTAINES DONNÉES ÉPARSES DANS LA BIBLIOGRAPHIE

L'existence d'Ascidies réellement interstitielles n'a été reconnue que depuis notre note de 1961 à l'Académie des Sciences. Mais on peut se demander si des descriptions anciennes d'animaux recoltés par dragages, publiées dans certains ouvrages, après avoir été trouvés par hasard, ne correspondent pas à ce type biologique. Il faut se souvenir en effet de ce que la plupart des auteurs n'avaient pas récolté eux-mêmes le matériel sur lequel ils travaillaient et étudiaient des collections conservées dans des liquides fixateurs après avoir été collectées au cours d'expéditions lointaines ou par des zoologistes isolés.

Les prélèvements des expéditions modernes sont extrêmement minutieux et le tri permet de trouver maintenant de très petits animaux. D'autre part, les sédiments qui n'ont pu être examinés sur place, sont actuellement fixés *in toto* et réexaminés par la suite. Ces recherches très fines ont surtout porté sur les milieux rocheux et les vases qui ont été assez fréquemment explorés. Par contre, les graviers ne sont que très rarement examinés. Il est vrai que ces milieux sableux grossiers ou coquilliers n'existent que sur des étendues réduites, généralement dans des passes parcourues par des courants, ou à proximité des côtes. Ils sont de toutes façons localisés dans la zone infralittorale. Ils ont toujours été considérés jusqu'à ces dernières années comme un milieu très pauvre. Les dragages y sont difficiles avec de gros bateaux; les modèles habituels de dragues ne sont pas adaptés aux gros sédiments; les dragues moulent toujours par leur simple poids dans les vases, mais ceci ne se produit plus dans un sédiment grossier.

Contrairement à ce qui se passe pour les Ascidies des milieux rocheux, les formes libres qui vivent dans les sédiments meubles ne sont pas groupées en populations denses. Ce sont des individus isolés. Leur découverte devient plus difficile même si on explore une grande étendue de sédiment. Il existe encore une difficulté supplémentaire pour récolter les petites espèces du sable. Ces animaux sont assez fragiles, et quand on brasse le sable, ils se trouvent frottés contre les graviers, ce qui les fait le plus souvent éclater. Ceci est valable plus particulièrement pour les Ascidies à tunique molle ; les Phlébobranches. Quand on a l'habitude d'examiner des prélèvements de sable, on rencontre souvent des lambeaux et il est alors très difficile de déterminer à quel phylum ils appartiennent, tubes de Polychètes, d'Amphipodes, Siphoncles ou tunique d'Ascidie.

Afin de tenir compte de toutes les espèces déjà décrites dans la littérature, nous avons décidé d'examiner toutes les Ascidies simples dont la taille ne dépasse pas un centimètre. Nous nous sommes limitée aux Ascidies simples. Les Polystyelidées ont été exclues, car nous estimons qu'une colonie ou un agrégat ne peut être interstitiel. La taille d'un centimètre est déjà très grande pour une Ascidie vivant dans le sable; nous l'avons choisie

Source : MNHN, Paris

pour ne pas risquer de manquer une espèce interstitielle dont ce serait la taille maximale, graviers compris. Nous avons examiné chaque espèce de cette liste en recherchant dans quel milieu elle avait été trouvée. De ce fait, nous en avons déjà élimine un grand nombre.

Plusieurs de nos éminents collègues étrangers ont recherché, depuis nos premières trouvailles, les Ascidies interstitielles dans diverses régions. Nous pensons que leurs insuccès tiennent avant tout aux méthodes utilisées. Ceci n'exclut nullement que certaines espèces décrites, que nous allons maintenant passer en revue, puissent être réellement interstitielles.

Nous donnerons tout d'abord une liste de ces espèces, famille par famille. Puis nous analyserons quand cela sera possible, le milieu dans lequel elles vivent. Les indications à ce sujet sont très réduites. Nous essaierons enfin de juger si ces espèces possèdent des caractères anatomiques ou des adaptations semblables à celles que nous avons trouvées nous-même chez les Ascidies réellement interstitielles.

LISTE DES ESPÈCES RETENUES

1) O. des Stolidobranchiata.

— Famille des *Styelidae*.
Styela schmitti Van Name 1945.
Styela schmitti f. *simplex* Millar 1960.
Cnemidocarpa rhizopus var. *murmanensis* Redikorzev 1911.
Cnemidocarpa mollispina Ärnbäck-Christie-Linde 1922.
Cnemidocarpa psammophora Millar 1962.
Polycarpa fibrosa (non Stimpson), Ärnbäck-Christie-Linde 1923.
= *Polycarpa arnbackae* F. Monniot 1961.

— Famille des *Pyuridae*.
Heterostigma separ Ärnbäck-Christie-Linde 1924.

— Famille des *Molgulidae*.
Molgula minuta Kott 1952.
Molgula braziliensis Millar 1958.
Eugyra woermanni Michaelsen 1914.
Eugyra arctoa Ärnbäck-Christie-Linde 1928.
Eugyra brewinae Millar 1960.
Paraeugyrioïdes macquariensis, Kott 1951.

2) O. des Phlebobranchiata.

— Famille des *Corellidae*.
Corella halli Kott 1951.

PARTICULARITÉS MORPHOLOGIQUES DES ESPÈCES ET NATURE DU FOND FRÉQUENTÉ

1. — Styelidae

— *Styela schmitti*, espèce dont la plus grande dimension est 8 mm, est un animal de corps arrondi, couvert de sable grossier. Il vit sur la côte de l'Uruguay, sur un fond de sable et de coquilles à 20 mètres de profondeur.

Source : MNHN, Paris

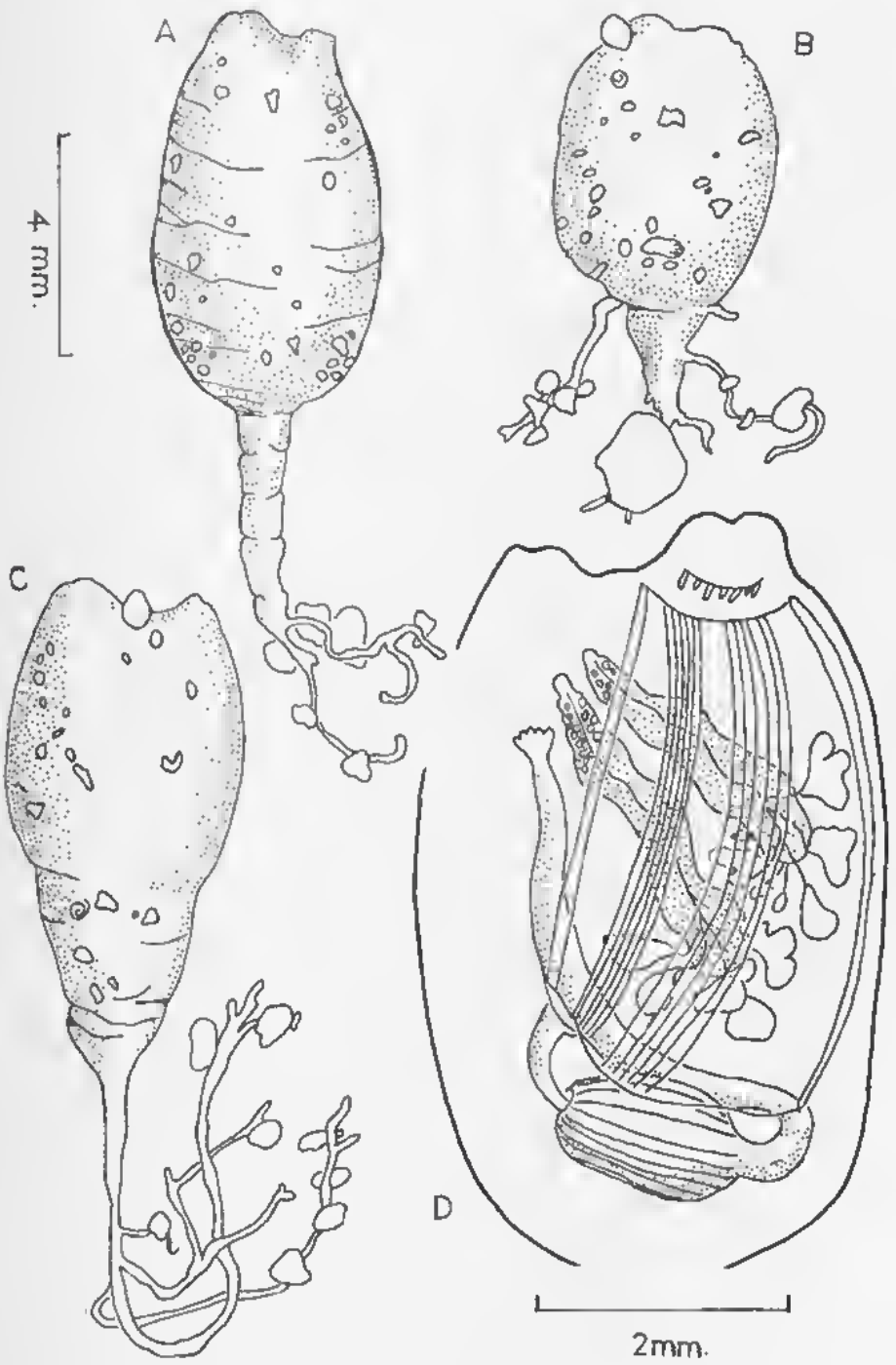


FIG. 17. — *Styela schmitti* Van Name 1945, forme *simplex* Millar 1960 : A, B et C, habitus de trois spécimens; D, spécimen dont la partie droite du corps a été enlevée. (D'après MILLAR 1960).

Source : MNHN, Paris

Van Name, signale une tunique dure et résistante, un rhizoïde nu. Les caractères anatomiques internes n'ont rien de particulier. La branchie possède 4 plis, mais le 4e est aplati.

La taille importante de cette espèce ne nous permet pas de dire que son mode de vie peut être interstitiel; il est possible d'ailleurs qu'elle soit fixée à un caillou ou une coquille; il n'y a aucune precision de l'auteur à ce sujet. Il nous est toutefois permis de supposer, d'après l'habitus de l'adulte, que les jeunes peuvent avoir une période de vie endopsammique, mais c'est une pure hypothèse.

Pour la forme *simplex* de la même espèce, Millar donne des dessins que nous reproduisons ici (fig. 17). Un peu plus petite que la précédente, 7 à 5 mm, l'espèce est allongée. Le corps adhère à quelques graviers, mais il reste presque nu. Le rhizoïde est beaucoup plus fort que dans la forme normale de *Styela schmitti* et fixe quelques particules minérales sur ses ramifications. La forme de l'habitus ressemble énormément aux petites *Polycarpa* que nous avons décrites comme interstitielles. L'anatomie interne est simplifiée par rapport à l'espèce de Van Name : par exemple le nombre de tentacules est réduit, la branchie n'a plus que deux plis, dont un rudimentaire, au lieu de quatre. Cette simplification de l'anatomie interne, qui n'affecte pas les gonades, plaiderait en faveur d'un animal interstitiel. Mais pour l'une ou l'autre forme, aucune indication n'est donnée sur le mode de vie. D'autre part, les siphons dans les deux cas sont rapprochés mais il faut tenir compte de la contraction; le corps est allongé dans le sens dorso-ventral et il est très possible dans ce cas que les siphons affleurent la surface du sable. Il serait très intéressant de retrouver cette forme et de vérifier si elle ne pourrait être une forme plus jeune de la *Styela schmitti* Van Name. Les lieux de récolte sont éloignés, ce qui justifierait 2 formes géographiques. S'il y a un cycle annuel, il est possible que Millan n'ait obtenu que des individus jeunes à peu près tous au même stade de développement, mais déjà mûrs.

Les différences anatomiques entre les deux formes de cette espèce ne sont pas très importantes. Le nombre de tentacules est réduit chez la forme *simplex*, le tubercule vibratile a une forme différente, mais ceci est un caractère toujours variable chez les Ascidies. La branchie présente des plis peu développés chez la forme *simplex* mais rien ne prouve qu'à un âge plus avancé, le développement branchial ne puisse continuer, bien que les gonades soient déjà formées. La boucle intestinale et le nombre de plis stomacaux sont les mêmes. Millan signale chez la forme *simplex* un anus à 2 lèvres, dont chacune est lobée. Van Name, chez la forme typique décrit des lobes marqués. Là aussi, il ne s'agit peut-être que d'une croissance en cours. Les gonades confirment encore l'hypothèse d'un développement non terminé de la forme *simplex* par rapport à la forme typique. Pour les deux, il existe deux gonades de chaque côté avec des ovaires tubulaires. Pour la première, les testicules sont groupés dans la partie apicale des ovaires. Pour la deuxième, les testicules sont logés à la fois à l'extrémité de l'ovaire, mais également tout le long et de chaque côté de celui-ci.

Nous considérerons donc, pour l'espèce *Styela schmitti*, que les deux formes, si elles correspondent à deux étapes différentes du développement pourraient représenter les stades terminaux de la croissance d'une espèce néoténique. Il y aurait dans ce cas, une correspondance nette avec nos espèces réellement interstitielles. Il serait nécessaire de découvrir maintenant

Source : MNHN, Paris

des stades encore plus jeunes de la même espèce qui, eux, risqueraient fort d'avoir un mode de vie réellement endopsammique. Le cycle ressemblerait alors à celui que nous avons tracé pour *Polycarpa arnbaekae* F. Monniot.

De toutes façons, la précision des diagnoses et l'absence d'indications écologiques au sujet de ces animaux sont tout à fait insuffisantes pour nous permettre une interprétation précise, nous dirons qu'il s'agit d'une simple hypothèse.

Cnemidocarpa rhizopus.

Examinons maintenant quelques espèces du genre *Cnemidocarpa* : *C. rhizopus* var. *murmanensis*, récoltée dans la Mer Blanche, présente un habitus similaire à celui que nous venons de voir pour *Styela schmitti*. La forme est allongée dans le sens dorso-ventral. Le corps muni d'un long et fin rhizoïde, est couvert de sable mais le rhizoïde reste nu. Cette Ascidie a été retrouvée par Ärnbäck-Christie-Linde en 1922 à une profondeur de 28 à 90 m sur un fond de sable et de coquilles (mer de Kara). Deux spécimens appartenaient à la forme typique, un à la variété *murmanensis* de 4 mm. Ce dernier est considéré par l'auteur suédois comme un individu jeune. Pourtant elle signale qu'il existe de nombreuses gonades de chaque côté du corps. Ayant vu à la fois la forme typique et la variété *murmanensis*, l'auteur prétend que tous les caractères anatomiques principaux sont semblables. Dans l'individu considéré comme jeune, la branchie possède des plis plus réduits que dans la forme typique. Ärnbäck-Christie-Linde signale : « In the individual in question they are more reduced than in any other known *Cnemidocarpa*. They are substituted by longitudinal vessels which are distributed as follow : Right = D 3 – 1 – 1 – 1 E

Left = D 2 – 1 – 1 – 1 E ».

D'autre part, l'auteur signale que les gonades sont peu développées.

Nos conclusions pour l'espèce *Cnemidocarpa rhizopus* et pour la variété *murmanensis* seront les mêmes que pour *Styela schmitti*. Il s'agit peut-être d'une espèce dont les stades jeunes sont interstitiels. L'hypothèse est cependant moins vraisemblable dans ce cas puisque la forme normale de *Cnemidocarpa rhizopus* atteint 12 mm de longueur pour les individus du Kattegat.

Nous préférons signaler les possibilités d'un stade endopsammique pour ce genre d'animaux, mais en réalité nous ne pouvons les classer avec certitude comme tels.

Cnemidocarpa mollispina.

Une autre espèce *Cnemidocarpa mollispina* vit aussi dans le sable. Elle a été décrite d'après un seul exemplaire de 6 mm/7 mm provenant de la péninsule de Kola à 60 m de profondeur environ. Son seul caractère anatomique particulier est la réduction de la branchie, le pli n° 2 est rudimentaire puisque la formule branchiale serait d'après Ärnbäck-Christie-Linde :

R – 1 1 – 1 – 3 – E.

Cette espèce a été retrouvée par Millar en 1959 dans l'Öresund. Les animaux se trouvaient cette fois dans du sable grossier à la limite de la vase et des zostères par 30 ou 40 m de profondeur. Les spécimens étaient nombreux, la taille maximale signalée est de 7 à 8 mm. Comme dans le premier exemplaire le corps est couvert de sortes d'épines souples et il existe

Source : MNHN, Paris

un rhizoïde basal plus fort. La branchie est assez simple : elle a quatre plis, mais le deuxième à partir du raphé est toujours réduit à un seul sinus. MILLAR donne cette fois quelques indications sur la biologie de cette espèce. Il signale en particulier : « It will be locally restricted to bottoms of sand, mud and broken shell ».

Là, moins encore que pour les espèces précédentes, on ne peut décider si ces animaux vivent au-dessus du sable ou s'ils s'y enfoncent. De toutes façons, la taille des *Cnemidocarpa mollispina* l'exclut des Ascidies interstitielles.

Il est possible que les Ascidies étudiées aussi bien par ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE que par MILLAR soient les exemplaires les plus grands de l'espèce, visibles à l'œil nu, alors que de plus petits échappent à l'observation sans une technique de tri spéciale. Les représentations de cette espèce ressemblent tout à fait aux habitus des *Styelidae* interstitielles que nous avons décrites dans un chapitre antérieur.

Cnemidocarpa psammophora (fig. 18).

Une autre espèce de petite taille a été décrite récemment d'après 3 spécimens par MILLAR en 1962 : *Cnemidocarpa psammophora* provenant d'Afrique du Sud. Là encore il s'agit d'un animal couvert de sable, mais qui

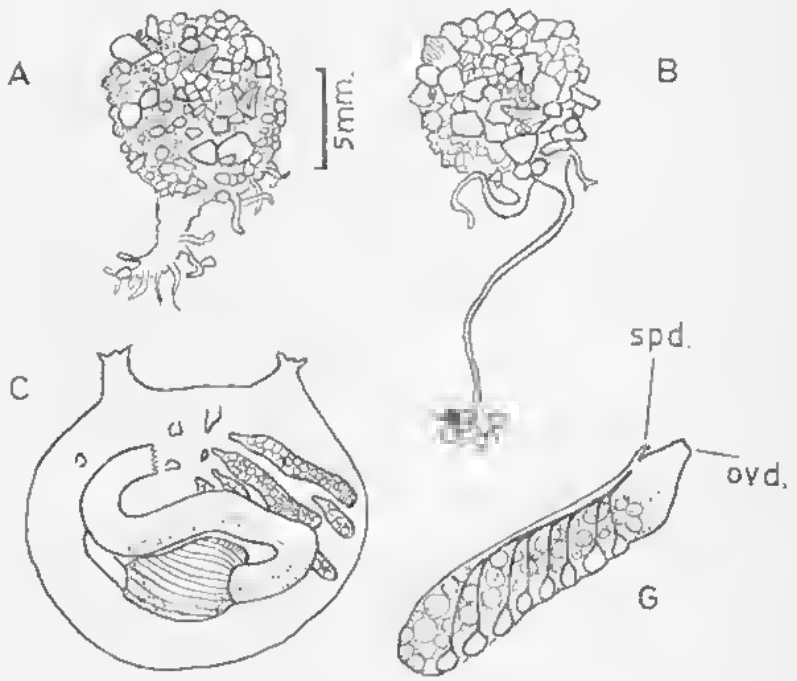


FIG. 18. — *Cnemidocarpa psammophora* Millar 1962 : A et B, habitus; C, individu sans tunique; G, gonade. (D'après MILLAR 1962).

mesure 1 centimètre environ. Six forts rhizoïdes sont insérés sur la face ventrale. L'anatomie interne ne présente rien de particulier pour le genre. Mais à propos de cette espèce, MILLAR remarque : « Several species of

Source : MNHN, Paris

Cnemidocarpa are adapted to life on sandy bottoms. *Cnemidocarpa psammophora* is one of these and shows the adaptative feathures of this ecological group namely small size, spherical form, and rooting processus of the test ».

En ce qui concerne toutes les espèces de *Cnemidocarpa* que nous avons vues, nous ne pouvons conclure à des espèces interstitielles. Il s'agit de formes d'allure très voisine de celles-ci, présentant des adaptations de même ordre, avec une néoténie plus ou moins marquée, mais certaine. Nous avons vérifié chez les *Styelidae* de petite taille, mais cette fois fixées, qu'il y avait de très faibles différences entre les caractères des individus juste matures et ceux d'animaux plus âgés et de plus grande taille. Toutes les Ascidies continuent à croître après l'apparition des gonades, mais sans modifications importantes : les tissus granulissent, mais il n'y a plus d'acquisitions anatomiques nouvelles.

Polycarpa arnbackae.

Voyons maintenant ce qui concerne *Polycarpa arnbackae* F. Monniot. Nous avions signalé au cours de la description de cette espèce en 1964 qu'il s'agissait certainement du spécimen trouvé dans la même région par Arnbäck-Christie-Linde en 1923 et interprété comme jeune *Polycarpa fibrosa* (Stimpson). Cet individu avait 5 mm. Ceux que nous avons récoltés en Suède ont une taille généralement inférieure, mais il est possible qu'ils puissent devenir plus gros. Le seul exemplaire connu avant nos récoltes était peut-être au maximum de sa taille, et a pu être découvert pour cette raison.

Cette fois, nous avons trouvé les jeunes en même temps que les adultes, puisque nous avons fait nous-même les dragages et le tri nécessaires. Nous avons déjà signalé en décrivant cette espèce que les jeunes ressemblent tout à fait, dans leurs grands lignes, aux adultes de *Psammostyela delamarei*. Par contre, nous ne savons pas exactement quelle position occupent dans le sable les adultes de grande taille de *Polycarpa arnbackae*.

Il est certain que cette espèce est interstitielle au moins pendant la plus grande partie de son cycle. On pourrait penser qu'il s'agit d'une deuxième étape dans un passage possible de *Styelidae* du milieu endopsammique à une vie en eau libre au-dessus du sable.

II. — Pyuridae

Aucune *Pyuridae* de petite taille n'est citée dans la littérature, sauf *Heterostigma separ* dont nous avons déjà repris la description plus haut, nous n'en reparlerons donc pas ici.

III. — Molgulidae

Au cours de l'étude des Ascidies interstitielles, nous avons été extrêmement prudente en ce qui concerne les *Molgulidae*. En effet, il existe de très nombreuses petites Molgules n'ayant parfois que 3 ou 5 mm, qui vivent fixées ou agglomérées entre elles. Il y a aussi un très grand nombre de formes de 1 cm ou moins, vivant sur le sable ou à moitié enfouies, sans aucune différence adaptative avec les Molgules plus grosses. Il est donc très délicat de préciser si les petites Molgules vivent réellement à l'intérieur

Source : MNHN, Paris

du sable ou simplement dans les creux de surface. Tant que des élevages n'auront pas été réalisés, nous ne pourrons pas dire si les petites *Molgulidae* de la littérature sont interstitielles ou non.

Eugyra woermanni.

Mesure 5 mm et provient de 8 mètres de profondeur à Walfish bay, Sud-Ouest Africain. Un an après sa première description MICHAELSEN reprend l'étude de cette espèce. Elle a les caractères externes des petites *Molgulidae*, couverte de sable, avec des rhizoïdes surtout ventraux, des siphons assez éloignés. L'anatomie interne est banale, sauf la branchie qui est d'une remarquable simplicité.

Eugyra brewinae (fig. 19).

A 5 mm de diamètre. L'habitus est semblable à celui de l'espèce précédente. La branchie est sans caractère bien marquant si ce n'est le petit nombre de tours de stigmates spiralés. Cette espèce a été draguée en Nouvelle-Zélande à 50 mètres de profondeur.

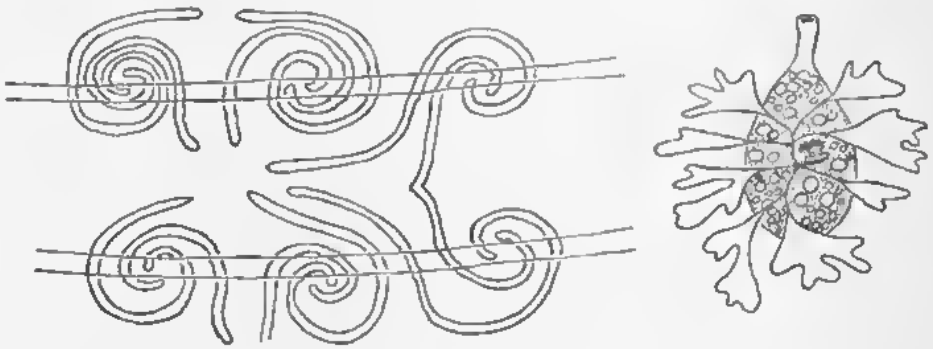


FIG. 19. — *Eugyra brewinae* Millar 1960 : détail de la branchie et gonade. (D'après MILLAR 1960).

Eugyra arctoa.

Est une espèce plus profonde (400 m) de la mer de Baffin. Elle n'est connue que par un seul spécimen : l'animal mesure 3,5/1,5 mm, il est couvert de sable et de vase. La branchie est ici très originale. ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE la décrit très soigneusement : elle signale 7 rangs longitudinaux de spirales stigmatiques, le 1er, le 2e et le 7e beaucoup plus réduits que les autres. Dans la partie antérieure du corps les stigmates ont une grande longueur, tandis que dans la partie postérieure et sur les faces dorsale et ventrale, les stigmates sont courts et les spirales peu développées. Il n'y a que 5 sinus longitudinaux et pas d'infundibula.

L'auteur attire notre attention sur cette branchie primitive : « It might be suggested that *E. arctoa* represents, as it were, an originat stage in the phylogenetic development of *Eugyra arenosa* answering the conditions from anatomical and zoogeographical point of view. This specimen is thus important from a phylogenetic point of view, though the scanty material allows only of hypothetical statements for the present ». Cette conclusion nous semble tout à fait justifiée.

Source : MNHN, Paris

Molgula minuta.

Récoltée en Australie ne mesure que 3,2 mm. Kott signale que les individus sont agrégés, parfois avec un rhizoïde. Il apparaît difficilement conciliable d'admettre une agrégation des individus et un mode de vie interstitiel. Il est vrai que l'auteur ne précise pas si les animaux sont très nombreux, ni s'ils adhèrent à un support.

Molgula braziliensis.

A toujours la même forme, arrondie avec des rhizoïdes et couverte de sable. Il n'en existe que deux spécimens dont le plus grand mesure 5 mm. La branchie ne possède pas de vrais plis, mais 6 sinus longitudinaux. Les infundibula n'ont que 3 tours de spire. Il s'agit encore d'une branchie extrêmement simple, d'allure juvénile.

Paraeugyrioides macquariensis.

Provient du sable littoral de l'île Macquarie. Les 3 spécimens représentant cette espèce mesurent 3 mm de diamètre. L'anatomie n'a rien de particulier et nous n'avons aucun renseignement sur la biologie.

Dans l'ensemble, on peut remarquer que toutes les petites *Molgulidae* libres citées ci-dessus ont des caractères branchiaux extrêmement primitifs ou juvéniles, tandis que les gonades sont normalement développées. On peut alors parler aussi de néoténie. Quant au mode de vie interstitiel, il existe peut-être, mais l'absence totale d'indications écologiques ne nous permet pas d'en parler.

IV. — Les Phlébobranches, famille des Corellidae

Nous n'avons retenu dans la littérature qu'une seule espèce de Phlébobranches, *Corella halli*, mais elle nous a paru particulièrement intéressante à plusieurs points de vue. Malheureusement, dans ce cas encore, il n'existe qu'un seul spécimen dragué dans la Manche. Les figures qui accompagnent sa description sont reproduites ici (fig. 20). Cet animal, libre, n'a que 4 mm. de diamètre et 2 seulement sans tunique. Sur cette tunique sont fixés quelques grains de sable. La branchie, puisque c'est toujours elle qui constitue le centre d'intérêt, est restée à un stade vraiment très juvénile. Kott elle-même, signale que les stigmates ressemblent à ceux de jeunes *Corella parallelogramma*. Les gonades sont présentes sans aucun doute. Kott, après sa description, conclut à une forme primitive dans l'évolution des *Corella*. Il est cette fois très possible que cette espèce ait un mode de vie interstitiel. Il est dommage que la nature du fond, encore une fois, ne soit pas précisée à l'endroit de la récolte. Par contre, nous avons une précision inhabituelle : la date du prélèvement. Il se trouve que cela présente une grande importance : il s'agit du 30 août. Cette date correspond justement à l'époque où l'on peut trouver des Phlébobranches interstitielles à Roscoff, puisqu'elles ne sont visibles dans le sable qu'à la fin de l'été. Nous pensons que le cycle pourrait être semblable pour *Corella halli* et les espèces de Roscoff et cela expliquerait pourquoi un seul exemplaire ait été signalé malgré les récoltes intensives effectuées dans toute la Manche.

Source : MNHN, Paris

En conclusion, nous dirons que vraiment peu d'espèces déjà décrites ont la possibilité d'être interstitielles. Il doit pourtant en exister un assez grand nombre, et il n'y a aucune raison pour qu'elles soient limitées à l'Europe.

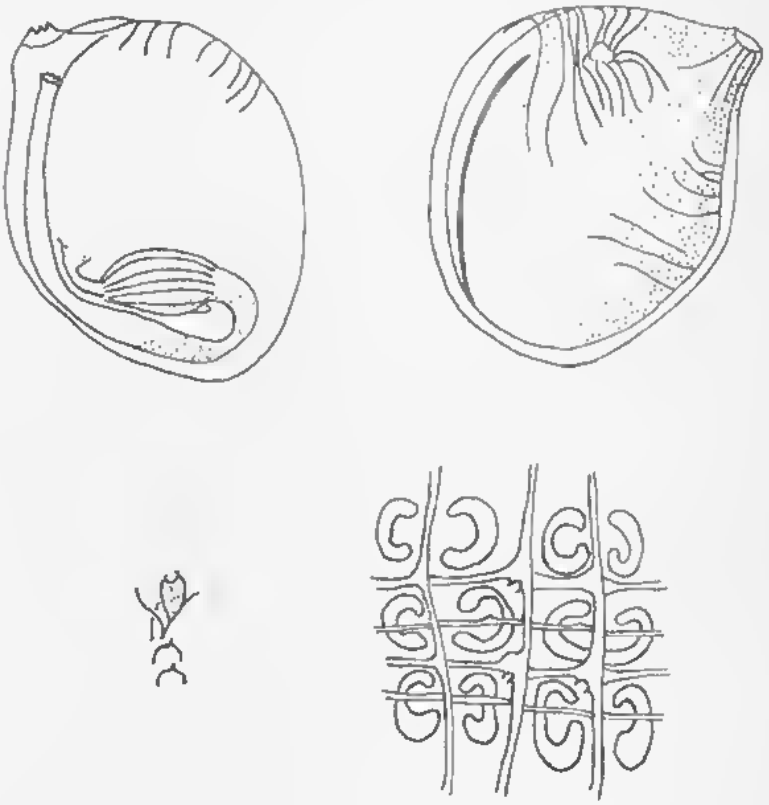


Fig. 20. — *Corella halli* Kott 1951 : reproduction de la figure originale.

Elles ont certainement échappé aux récoltes, pour différentes raisons ; les dragages sont difficiles près des côtes à faible profondeur, ou dans les passes de sable étroites, parcourues de forts courants et semées d'écueils. Les animaux contractés sont difficiles à voir : immobiles, ils prennent des formes arrondies et leur coloration se rapproche beaucoup de celle du sédiment.

L'exploration des sables grossiers littoraux reste entièrement à faire et apportera très certainement un grand nombre de spécimens.

Source : MNHN, Paris

PUBLICATIONS
OU SONT DONNÉES LES DIAGNOSES DES ESPÈCES CITÉES

ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE (A.), 1922. — Northern and arctic invertebrates in the collection of the swedish State Museum — VIII *Tunicata* 1. *Styelidae* and *Polyzoidae*. *Kungl. Sv. Vet. Akad. Handlingar*, **63**, n° 2, (5-62), 3 pl.

ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE (A.), 1923. — A list of Ascidians collected off Gothenburg. *Meddel. Göteborgs Mus. Zool. avdel.*, **29**, (1-9).

ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE (A.), 1924. — A remarkable Pyurid Tunicate from Novaya-Zemlya. *Arkiv för Zoologi*, **16**, - 15, (1-7).

ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE (A.), 1928. — Northern and arctic invertebrates in the collection of the Swedish State Museum. IX *Tunicata* 3. *Molgulidae* and *Pyuridae*. *Kungl. Sv. Vet. Akad. Handlingar*, n° 9, (1-99), 3 pl.

KOTT (P.), 1951. — *Corella halli* n. sp. a new ascidian from the English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **30**, (33-36), 1 fig.

KOTT (P.), 1952. — The Ascidians of Australia I. *Stolidobranchiata* Lahille and *Phlebobranchiata* Lahille. *Austr. j. Mar. Fresh. res.* Melbourne, **3**, n° 3, (205-236).

KOTT (P.), 1954. — Tunicata Ascidians — in *Antarctic research expedition 1929-1931. Reports*, ser. B, **1**, part. 4, (123-182).

MICHAELSEN (W.), 1914. — Über einige westafrikanische Ascidien. *Zool. Anz.* Leipzig, **43**, (123-432).

MILLAR (R. H.), 1958. — Some Ascidians from Brazil. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 13, **1**, (497-514).

MILLAR (R. H.), 1960. — Ascidiacea. *In Discovery reports*, **30**, (1-160).

MILLAR (R. H.), 1962. — Further descriptions of South African Ascidians. *Ann. South Africa Mus.*, **46**, 7, (113-221).

REDIKORZEV (W.), 1911. — *Thethyum rhizopus* var. *murmanense* eine neue Ascidie von der Murmanküste. *Ann. Mus. zool. St-Petersburg*, **16**, (61-64), 1 pl.

VAN NAME (W. G.), 1954. — The North and South American Ascidians. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, **84**, (1-176).

Source : MNHN, Paris

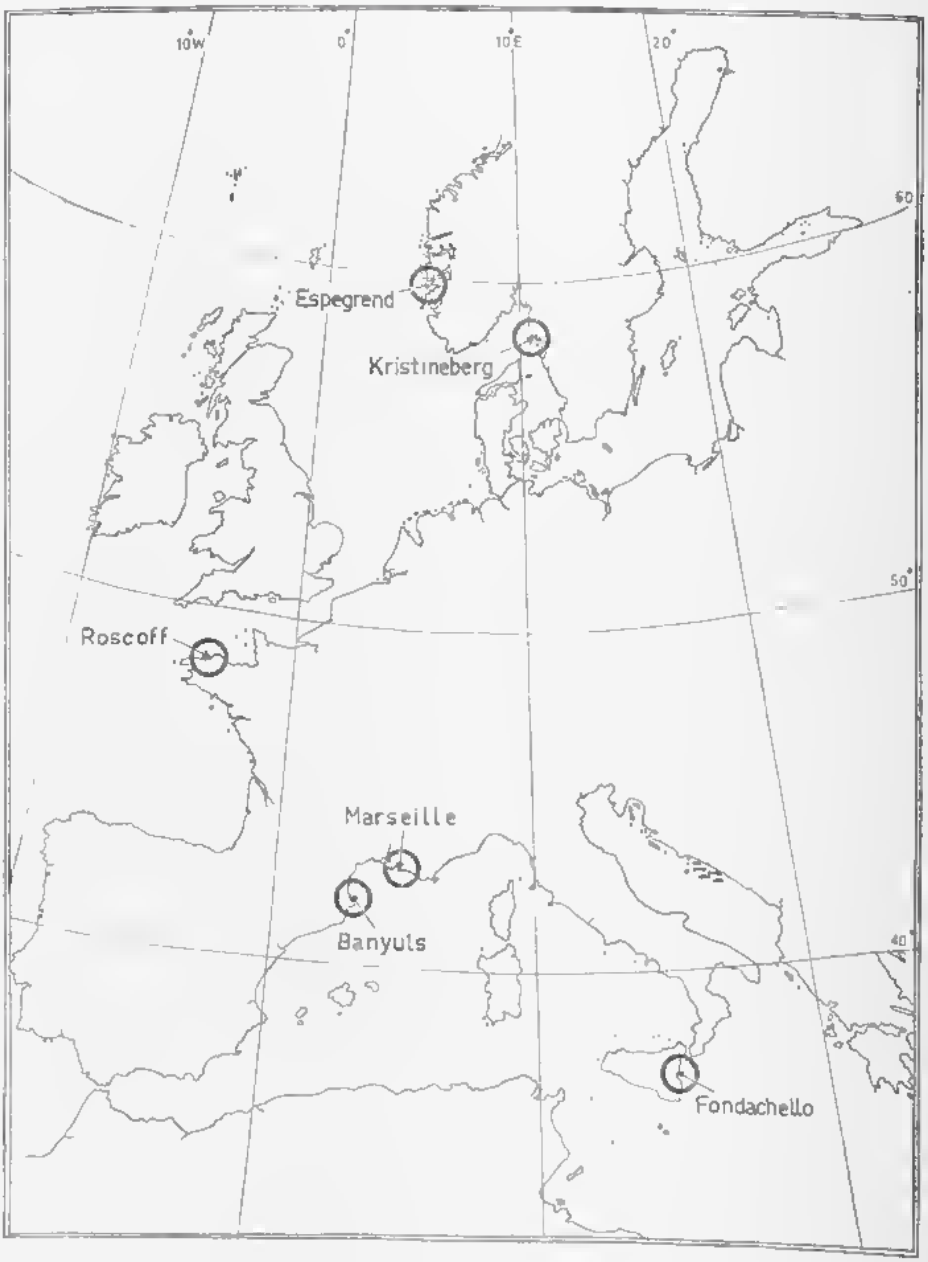


FIG. 21. — Emplacement des stations étudiées.

Source : MNHN, Paris

Chapitre III

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Il est encore difficile de parler avec beaucoup de détails de la répartition géographique des Ascidies interstitielles. Même en Europe nous n'avons pas pu faire une prospection de toutes les côtes, même aux profondeurs limitées de 0 à 50 mètres. La nécessité de disposer d'un bateau et d'une loupe binoculaire pour le tri, qui, nous l'avons vu, doit être immédiat, limite les possibilités de prospection.

Nous nous bornerons donc pour l'instant à donner sous forme de cartes la liste des stations où nous avons rencontré une ou plusieurs espèces d'Ascidies interstitielles.

La carte de l'Ouest de l'Europe (fig. 21) indique les principaux centres où nous avons pu rechercher des Ascidies mésopsammiques.

Nous savons que les sables grossiers propres se localisent dans des stations d'étendues très limitées. Ceci nous amène donc à donner des cartes détaillées de chaque zone prospectée, pour la plupart situées à proximité de laboratoires marins.

En France, les fonds à proximité de Roscoff ont pu être étudiés à partir de la Station Biologique, où de nombreux travaux sur les sédiments meubles avaient été déjà entrepris. Il nous a donc été plus facile de trouver là les sables de granulométrie convenable au cours de différents séjours. Pour Banyuls-sur-Mer, des dragages systématiques ont été entrepris depuis Argelès jusqu'à la frontière espagnole, pendant plusieurs années. L'essentiel des études sur les Ascidies interstitielles provient du laboratoire de Banyuls-sur-Mer où ces animaux ont été recherchés pendant plusieurs années consécutives et élevés en aquarium. Enfin H. Massé nous a envoyé les mêmes espèces que celles de Banyuls : *H. fagei* et *P. delamarei* trouvées par lui dans des sables meubles de la région de Marseille (passe entre les îles de Riou et Calseragne).

La station d'Ascidies mésopsammiques la plus méridionale se situe sur la côte de Sicile. Elle a été exploitée au cours d'un voyage touristique grâce à des moyens de fortune, mais c'est de loin celle qui s'est révélée la plus riche quant au nombre d'individus.

Voyons maintenant si l'on peut tirer des conclusions biogéographiques de ces récoltes fragmentaires, mais disposées le long d'une ligne Nord-Sud.

— A 60° 15″ de latitude Nord, près d'Espegrend en Norvège, nous avons une *Psammostyela* sp., (Styelidae), *Heterostigma replans* (Pyuridae) et *Dextrogaster suecica* (Corellidae) (fig. 22).

— De 58° 13″ à 58° 16′ de latitude Nord près de Kristineberg en Suède : *Polycarpa arnbackae* (Styelidae), *Molgula hirta* (Molgulidae), *Dextrogaster suecica* (Corellidae) (fig. 23).

— A 48° 42″ de latitude Nord, près de Roscoff : *Polycarpa pentarhiza* (Styelidae), *Heterostigma separ* (Pyuridae), *Psammascidia teissieri* (Ascidiidae) (fig. 24).

Source : MNHN, Paris

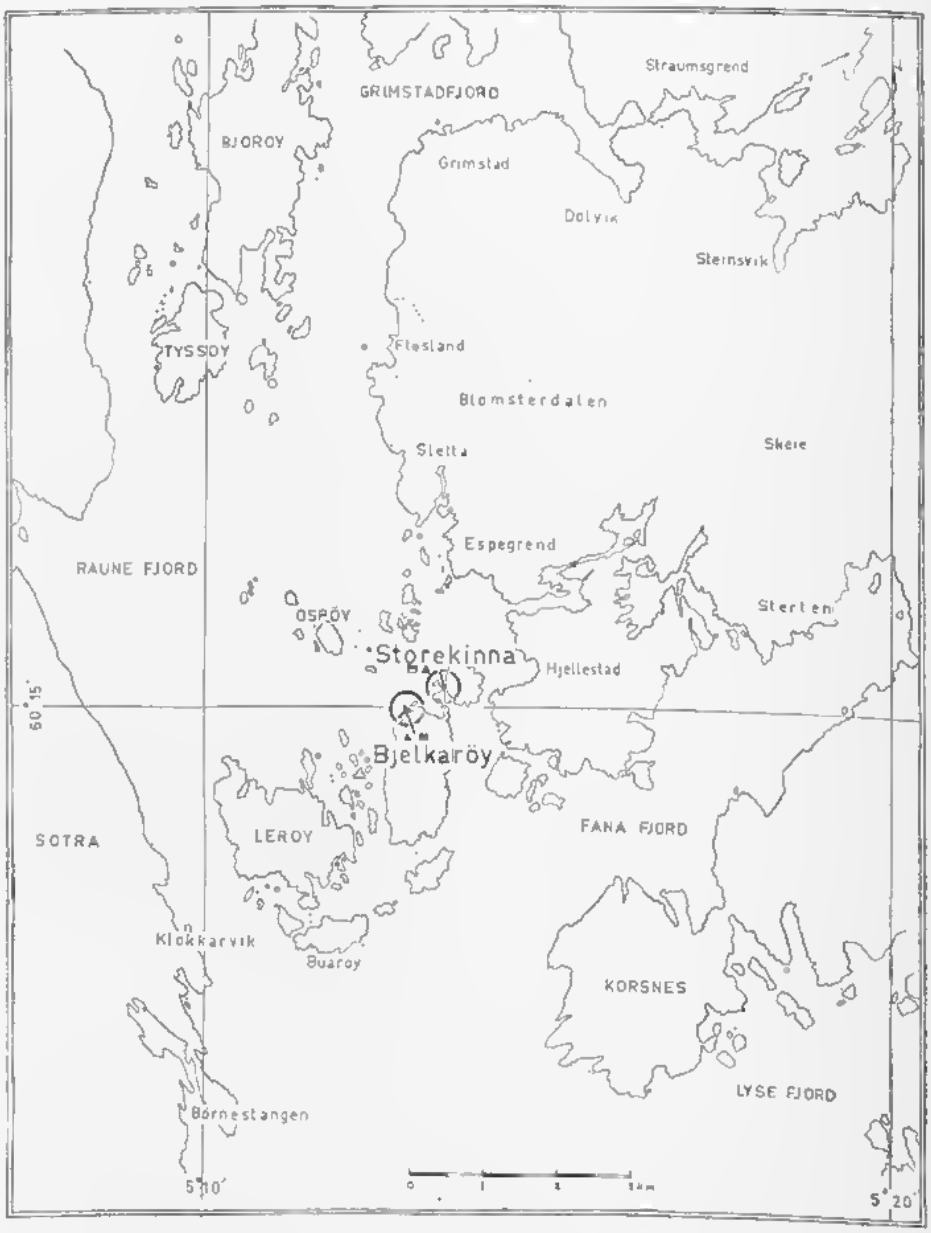


FIG. 22. — Carte de la région d'Espegrend (Norvège).

Source : MNHN, Paris

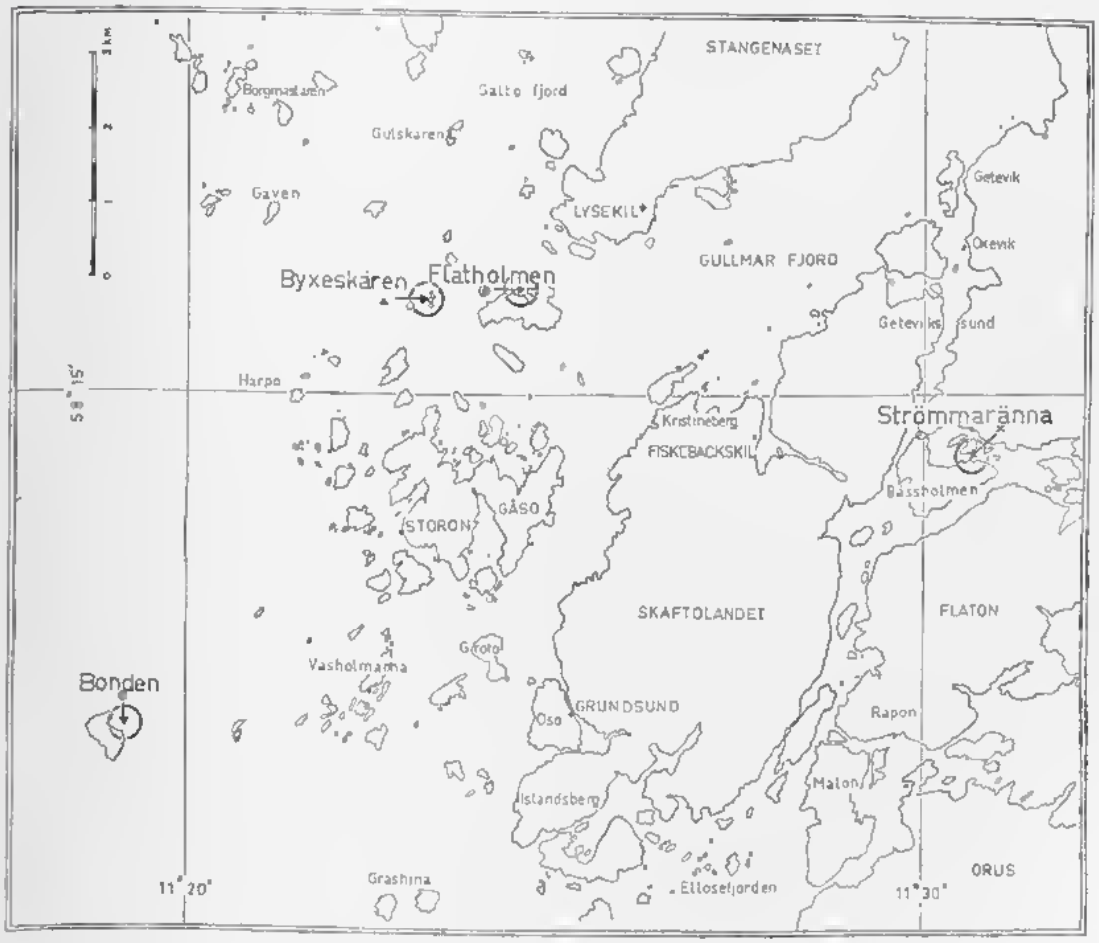


FIG. 23. — Carte de la région de Kristineberg (Suède).

Source : MNHN, Paris

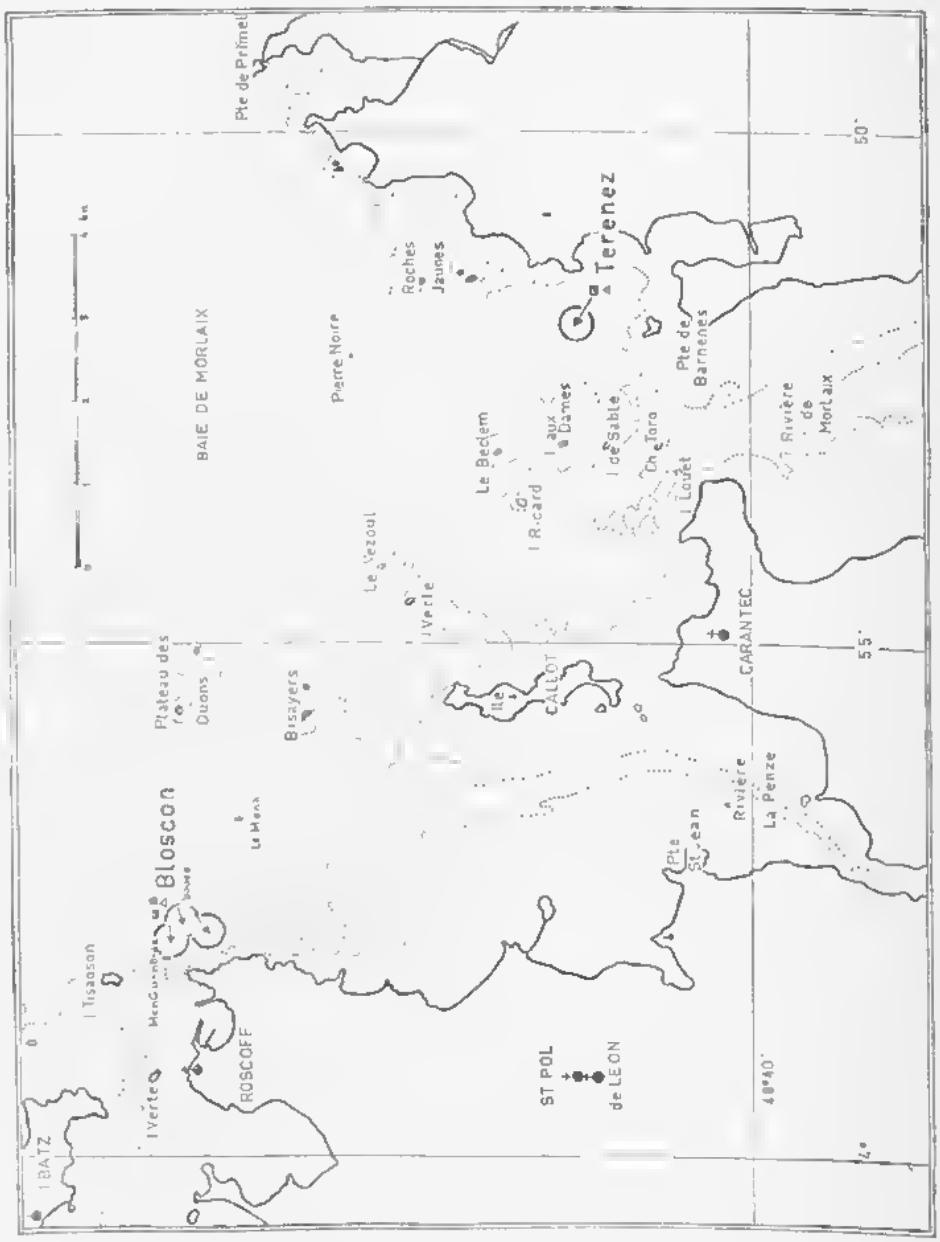


Fig. 21. — Carte de la région de Roscoff (France côte de la Manche).

Source : MNHN, Paris

FIG. 25. — Carte de la région de Banyuls-sur-Mer (France côte méditerranéenne).

Source : MNHN, Paris

FIG. 26. — Carte de la côte est de Sicile (Région de Fondachello).

Source : MNHN, Paris

— A 42° de latitude Nord, près de Banyuls et à Marseille : *Psammostyela delamarei*, *Polycarpa pentarhiza*, *Heterostigma fagei* (fig. 25).

— A 37° de latitude Nord à Fondachello, Sicile : *Heterostigma gonochorica* et deux exemplaires de *Polycarpa* jeunes indéterminables (fig. 26).

Plusieurs remarques s'imposent : dans chaque station, il y a au moins une *Styelidae* et une *Pyuridae* (sauf à Kristineberg, mais tous les fonds n'ont pas été prospectés) et cela au Nord comme au Sud. Par contre les Phlébobranches *Corellidae* et *Ascidiidae* semblent être limitées aux stations atlantiques et manquer totalement en Méditerranée. Ceci correspond bien à la répartition géographique des familles d'Ascidies fixées : les *Styelidae*, *Pyuridae*, *Molgulidae* sont abondantes au Sud de l'Océan Atlantique et plus encore en Méditerranée. Au contraire les grandes *Ascidiidae* et *Corellidae* surtout, sont très rares en Méditerranée, par rapport à leur fréquence dans les mers nordiques.

La seule conclusion pour l'instant consistera à remarquer que la répartition des grandes familles d'Ascidies est semblable pour les grandes formes d'eau libre et les micro-ascidies psammiques.

SYMBOLES DES ESPÈCES SUR LES CARTES

Styelidae	• *Psammostyela delamarei*	○
	• *Polycarpa pentarhiza* n. sp.	⊕
	• *Polycarpa arnbackae*	⊙
Pyuridae	• *Heterostigma fagei*	□
	• *Heterostigma reptans*	▬
	• *Heterostigma separ*	◪
	• *Heterostigma gonochorica* n. sp.	■
Molgulidae	• *Molgula hirta* n. sp.	×
Ascidiidae	• *Psammascidia teissieri*	△
Corellidae	• *Dextrogaster suecica*	▲

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DES STYELIDAE ET PYURIDAE INTERSTITIELLES

Nous avons voulu surtout faire part dans ce chapitre d'observations sur les têtards et leur mode d'incubation, leur ponte, la métamorphose en jeunes Ascidies qui pourront peut-être donner des indications à des ascidiologues spécialisés en embryologie. Mais le but essentiel consistait à élucider le mode de développement de la branchie, l'apparition des stigmates et des sinus longitudinaux, essentiels, aussi bien pour les discussions systématiques que pour les interprétations évolutives.

I. — Les Styelidae

L'étude portera exclusivement sur l'espèce *Psammostyela delamarei*. Les premières étapes sont tout à fait analogues chez les petits *Polycarpa* jusqu'à l'apparition des plis branchiaux.

a) *Développement embryonnaire.*

Les premiers stades de développement des œufs se rencontrent toujours à proximité du manteau, tandis que les têtards plus âgés migrent dans la cavité cloacale et se rapprochent de la branchie. Leur croissance déforme la lame branchiale et provoque la formation de sorte de poches. Les têtards sont alors entourés d'une très fine membrane qui se déchire quand ils vont être libérés. Ils sont peu nombreux et ne sont émis à l'extérieur que tardivement. Leur queue, à ce moment, a déjà subi une régression. Ils ne sont plus capables de nager activement dans l'eau de mer. Leur fixation est immédiate (expérimentalement). La dispersion des jeunes est très faible. Les dragages pendant la période de ponte donnent des récoltes de jeunes abondantes pour un ou deux adultes seulement. Il semble que la dispersion à ce stade soit réduite dans la nature comme en aquarium.

b) *Ponte et métamorphose.*

Dans les conditions expérimentales, dès qu'il est libéré, le jeune se laisse tomber sur le fond des cupelles. Il ne se fixe pas par le moyen de papilles exsertiles, mais sa tunique est adhésive et possède des ampoules vasculaires. L'animal est en quelque sorte collé au verre ou aux petits graviers. Si des grains de sable sont présents, le têtard se loge entre eux et s'y attache très légèrement, beaucoup plus faiblement que sur le verre. Cette fixation est de courte durée (quelques jours). La queue se résorbe immédiatement dans sa gaine tunicale qui seule subsiste quelques heures.

La « fixation » s'effectue par n'importe quel point de l'animal et ne dépend que de sa position au moment de la libération.

Source : MNHN, Paris

Les femelles adultes perturbées émettent assez souvent des têtards qui n'ont pas terminé leur période d'incubation et ont une queue développée. Cette queue, d'abord enroulée autour du corps, devient droite dès la libération. Les têtards sont susceptibles de vibrations mais on ne peut pas parler de nage. Nous n'avons jamais pu obtenir leur développement : après deux ou trois jours ils possèdent toujours une queue mais meurent.

c) *Les jeunes ascidies* (fig. 27, 28, 29).

Les jeunes individus examinés pour effectuer cette étude proviennent autant de dragages que d'animaux obtenus par élevage à partir de l'Ascidie adulte.

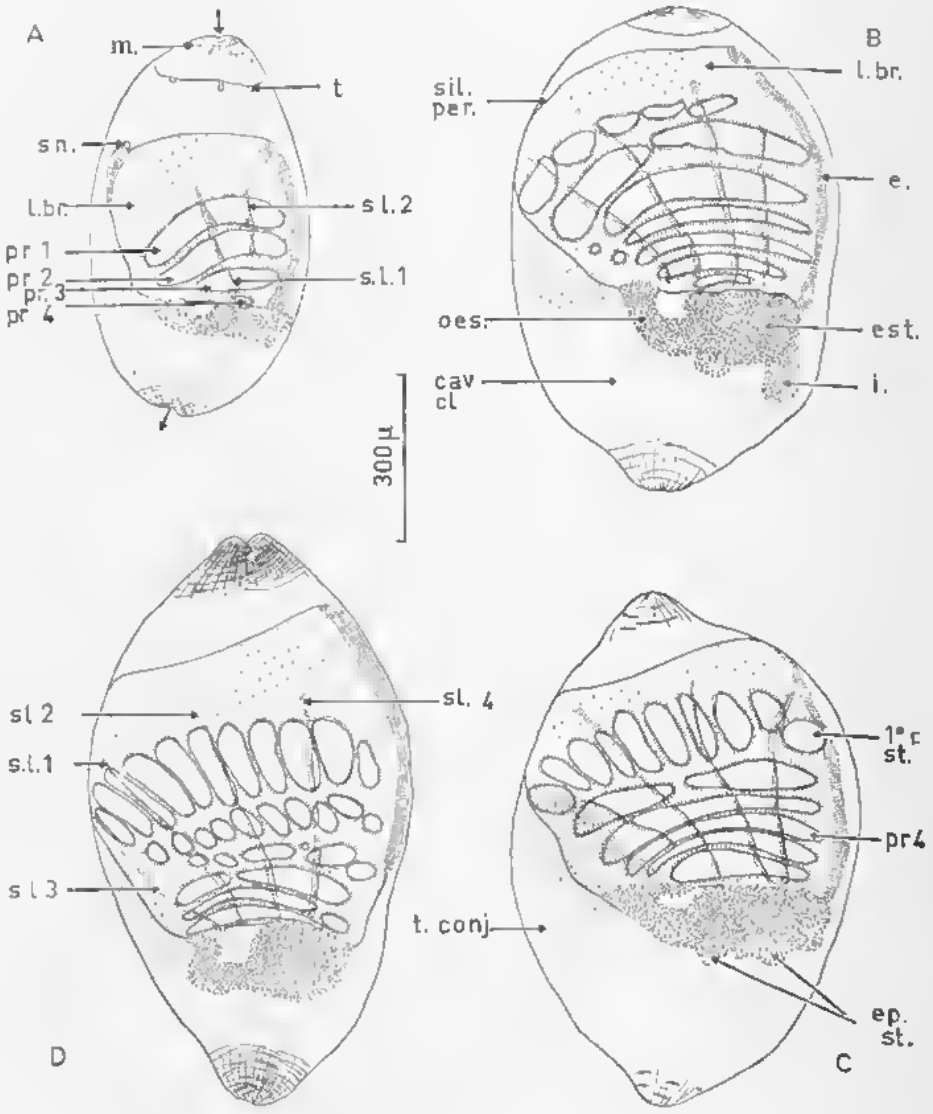


Fig. 27. — **Développement** de *Psammostyela delamarei* : A, B, C et D, stades successifs de l'organogenèse.

Source : MNHN, Paris

Dès les premières quarante-huit heures, l'organisation interne est définie. Le tube digestif apparaît d'abord comme une masse compacte qui se divise rapidement en un estomac (est.) à droite et un intestin (i.) à gauche. Cette masse occupe la moitié postérieure du corps de l'Ascidie, déjà étirée, où l'on distingue l'emplacement du siphon cloacal. Le statocyste, bien visible, se situe à ce moment au milieu du corps.

Très tôt, l'endostyle (e.) s'individualise. Le statocyste migre vers la paroi dorsale du corps. Le tube digestif se différencie mais ne s'accroît pas. La branchie n'est pas encore bien définie mais on aperçoit déjà de chaque côté une première perforation (pr. 1).

Le deuxième protostigmate (pr. 2) se perce indépendamment du premier, entre celui-ci et l'ébauche du tube digestif. Les siphons bien formés ne sont pas encore fonctionnels à ce stade. Ils portent déjà des fibrilles musculaires (m.).

Au moment où se perce le troisième protostigmate (pr. 3), toujours de façon indépendante, la circulation d'eau est effective et les siphons sont ouverts. Selon les individus et les conditions du milieu, le développement jusqu'à ce stade peut avoir une durée variable. En moyenne, il faut une semaine en aquarium à 20° environ, pour obtenir des jeunes à trois protostigmates. Mais il semble bien que la croissance très rapide du début subisse un ralentissement très net ensuite.

Dès l'apparition du deuxième protostigmate. Les sinus longitudinaux (s.l.) commencent à se former. Le premier apparaît sous forme d'une papille située entre les deux premiers protostigmates. Cette papille prolifère et forme un pont membraneux longitudinal au-dessus des perforations branchiales. Quand un troisième protostigmate apparaît, on assiste à la formation d'un deuxième sinus longitudinal, ventral par rapport au premier et parallèle à lui. Le même phénomène se reproduit du côté dorsal pour le troisième sinus longitudinal. Donc lorsqu'on observe quatre protostigmates (fig. 27, A), le troisième sinus commence à s'élever, et l'apparition du cinquième protostigmate coïncide avec l'édification du quatrième sinus longitudinal (s. l. 4).

Mais cette dernière étape se complique : au moment où se perce le cinquième protostigmate transversal, le premier formé commence à se recouper dans le sens antéro-postérieur; il est maintenant repoussé contre le sillon péricoronal (sil. per.) qui commence à s'édifier.

Pendant ce temps, des modifications ont eu lieu sur la paroi du siphon buccal. Le ganglion nerveux (s.n.) s'individualise et au-dessus de lui apparaît un petit bouton qui représente le tubercule vibratile (t.v.). Au-dessus, à la base du siphon, poussent des tentacules (t.), deux d'abord à droite et à gauche, puis deux autres : un dorsal et un ventral.

Au stade de cinq protostigmates l'Ascidie comprend donc tous les organes de l'adulte, au moins à l'état d'ébauches : les tentacules, le tubercule vibratile, le ganglion nerveux, un épaississement qui donnera le raphé (r.), l'endostyle, la branchie déjà fonctionnelle, le tube digestif. Seules les gonades restent invisibles. Elles n'apparaîtront que beaucoup plus tard.

Quand il n'existe encore que des protostigmates et des sinus longitudinaux, les sinus transverses (s.tr.), de premier ordre parcourent déjà la branchie et se relient aux vaisseaux antéro-postérieurs (fig. 28).

Nous allons maintenant assister au découpage des protostigmates en stigmates vrais (st.). Certains points de la bordure des perforations (pap. st.) bourgeonnent et prolifèrent vers l'intérieur de la perforation jusqu'à ce

Source : MNHN, Paris

qu'ils atteignent l'autre bord (fig. 28, B). Ces expansions se forment aussi bien sur le bord supérieur que sur le bord inférieur des protostigmates, mais toujours dans le plan de la lame fondamentale.

Ces cloisonnements des protostigmates ne se placent pas de façon précise par rapport aux sinus longitudinaux, ils se situent sous ceux-ci ou entre eux. Nous verrons plus loin qu'il s'agit d'un caractère très différent du mode de cloisonnement normal chez les Pyuridae.

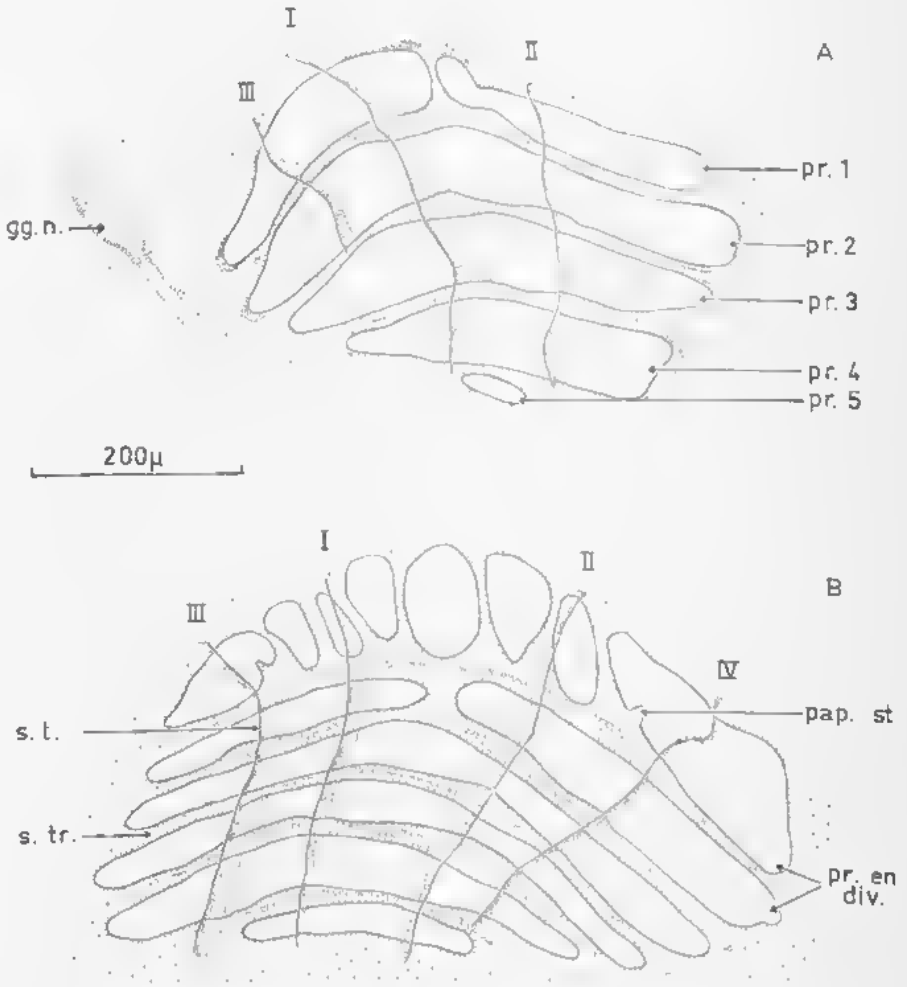


Fig. 28. — Développement de *Psammostyela delamarei* : A, branchie à 5 protostigmates; B, découpage des premiers protostigmates en stigmates vrais.

Pendant que les trémas s'étirent longitudinalement toute une série de cloisons prend ainsi place d'abord sur le premier protostigmate puis sur le deuxième et ainsi de suite : au fur et à mesure qu'un protostigmate se découpe, une nouvelle perforation apparaît contre le tube digestif. On obtient alors une branchie en deux parties : la partie antérieure qui possède les stigmates de l'adulte, rectangulaires, petits, régulièrement disposés

Source : MNHN, Paris

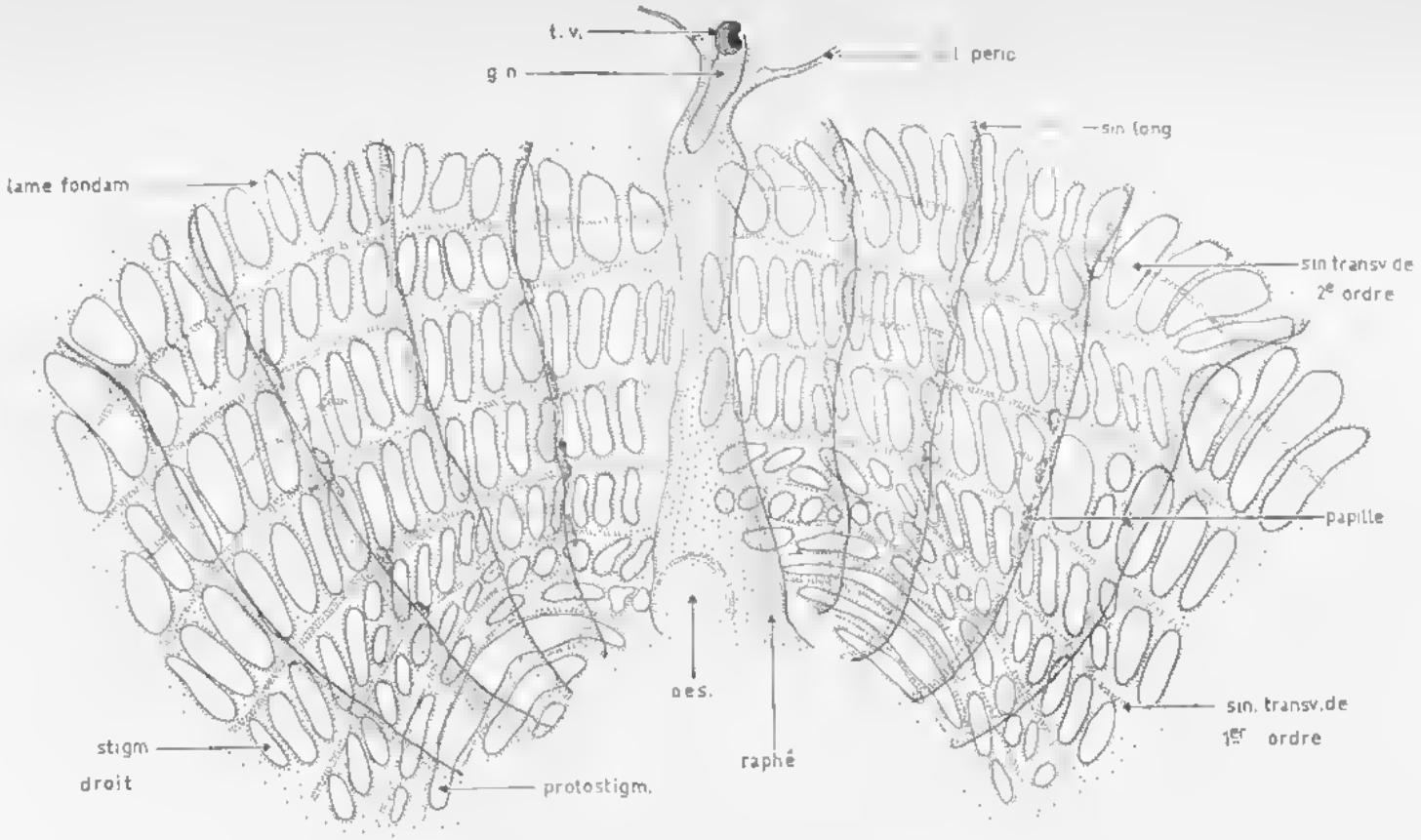


FIG. 29. — Développement de *Psammostyela delamarei* :
état de la branchie à l'apparition des gonades — début de la formation des plis branchiaux.

Source : MNHN, Paris

et une partie postérieure restée à l'état de protostigmates. Les sinus longitudinaux, eux, sont continus; le premier, en partant du raphé, et le troisième sont bordés de papilles sur leur face dorsale (fig. 29). Ces papilles qui prennent leur origine sur la lame fondamentale s'allongent pour donner à leur tour en se soudant les unes aux autres de nouveaux sinus longitudinaux.

Les plis se forment ensuite par adjonction de nouveaux sinus de la même manière. Au moment où les plis se constituent, il ne se perce plus de protostigmates à la base de la lame branchiale. Les protostigmates continuent à se diviser. Dans la partie la plus proche du sillon péricoronal, sur les stigmates apparaissent de fins sinus parastigmatiques, d'abord partiels, puis beaucoup plus étendus, allant d'un sinus longitudinal à un autre. A un stade avancé du développement, les stigmates se recoupent sous les sinus transverses de second ordre ainsi formés.

Chez l'adulte la branchie continue à évoluer; de nouveaux sinus longitudinaux accroissent l'épaisseur des plis branchiaux, tandis que les sinus transverses de second ordre continuent à apparaître de plus en plus près de l'œsophage. Cette évolution continue pendant la maturation sexuelle et l'incubation des têtards.

Nous avons donné une description de l'évolution branchiale qui pourrait faire croire à un phénomène se déroulant de façon continue. Il n'en est rien, la ponte a lieu d'août à septembre à Banyuls. Elle dure environ un mois. En novembre tous les adultes ont disparu. Nous supposons qu'ils meurent après la ponte, dans la nature comme en aquarium. Nous trouvons, par contre, à cette époque, des jeunes sans gonades, avec une branchie peu développée qui comprend seulement deux protostigmates déjà recoupés et les quatre premiers sinus longitudinaux formés.

Des dragages ont été effectués au cours des mois de novembre, décembre, janvier, février, mars, avril. Ils n'ont permis de récolter que des jeunes *Psammostyela* au même stade d'évolution et de même taille. Tout se passe comme s'il y avait un arrêt de la croissance pendant les mois d'hiver. Il y a des variations individuelles dans le nombre des stigmates, bien entendu, mais on peut considérer que la branchie reste à l'état jeune pendant plus de la moitié de l'année. La reprise de la croissance se fait d'abord lentement puis elle s'accélère de plus en plus.

En mai ou juin, l'aspect externe de l'animal change : transparente au départ, la tunique devient opaque et adhère quelquefois à des grains de sable. Le manteau épaissit beaucoup et sur sa face interne apparaissent les ébauches des polycarpes. La branchie à ce moment ne possède pas encore de plis, mais elle montre toujours des protostigmates dans sa partie ventrale. Le tube digestif s'allonge et prend son volume définitif en juillet. Au cours de ce mois, les polycarpes se développent et l'on peut considérer qu'ils sont adultes. Il n'y a pas encore cependant de têtards. Mais si les *Psammostyela* sont sexuellement mûres à ce stade, la branchie n'a pas terminé son développement; les plis commencent seulement à apparaître ainsi que les sinus transverses de 2e ordre et on assiste ici à un véritable phénomène de néoténie.

Au début du mois d'août, la croissance des gonades, l'apparition de très nombreux polycarpes et la maturation des produits sexuels deviennent très rapides. On trouve brusquement dans les sables une grande quantité d'individus incubateurs. Leur aspect externe est plus massif, ils portent souvent 3 à 4 grains de sable fixés au hasard sur la tunique, mais jamais sur

Source : MNHN, Paris

les siphons. La branchie commence alors à évoluer nettement plus vite : la lame fondamentale grandit et se perce de nombreux stigmates, à tel point qu'elle ne peut plus s'étendre totalement dans le corps de l'Ascidie. Mais il est tout de même fréquent de trouver encore des protostigmates dans la partie ventrale d'une telle branchie.

Au début du mois de septembre, les *Psammostyela* ont déjà pondu de nombreux têtards. La branchie des différents individus n'est pas toujours au même stade, mais les sinus se rassemblent en plis. De nouveaux sinus peuvent venir grossir les plis et la croissance n'est toujours pas terminée. Il faut attendre la fin du mois de septembre pour trouver des individus ayant à peu près tous le même développement branchial. Beaucoup ne possèdent plus alors que des polycarpes vides. La branchie elle-même est très abîmée à ce moment là par les logettes creusées par les têtards dans sa paroi, successivement au cours de leur incubation.

Je crois qu'il est vraiment permis de parler ici d'une néoténie. La néoténie se définit par l'acquisition de gonades fonctionnelles chez un animal dont les organes sont encore à l'état jeune. Cet état jeune est déterminé par comparaison avec les mêmes organes chez les autres spécimens de la même famille. Or, *Psammostyela* est bien dans ce cas. Nous venons de voir que la branchie est encore embryonnaire au début de la maturation sexuelle. Mais il en est encore de même pour le tube digestif qui continuera à s'épaissir, s'allonger, et dont la courbure se modifie. De même les endocarpes peu nombreux à l'apparition des premiers têtards se multiplient pendant toute la période de ponte. La tunique elle-même change, la jeune Ascidie adulte et incubatrice possède un corps assez lisse, libre, tandis que des individus plus gros, plus âgés, contenant plus de têtards ont tendance à former des papilles tunicales qui adhèrent à quelques grains de sable.

Ce sont toutes ces raisons qui me permettent de conclure à la néoténie vraie de cette espèce interstitielle.

II. — Développement des Pyuridae du genre Heterostigma

Cette étude a été possible pour deux espèces du genre *Heterostigma* : *H. fagei* et *H. gonochorica* dans des conditions particulièrement favorables. Le nombre d'individus récoltés était suffisant pour permettre à la fois une étude morphologique des stades jeunes et une étude histologique des premiers stades enbryonnaires. Nous n'avons pas l'intention, dans ce travail, de détailler la structure fine des têtards, ce qui nécessiterait une compétence d'embryologiste. Nous nous attacherons surtout au développement des caractères qui interviennent constamment dans la systématique des Ascidies.

a) *La ponte et la fécondation.*

Les œufs semblent être émis directement dans la cavité incubatrice, toujours située au contact de l'ovaire, par l'intermédiaire d'un oviducte plus ou moins long selon les espèces. Les ovocytes sont alors très chargés en vitellus. La fécondation se produit soit à la sortie de l'oviducte au moment du passage des ovocytes dans la cavité incubatrice, soit dans cette cavité elle-même. On ne trouve pas sur les coupes de spermatozoïdes dans la cavité atriale. Par contre ils sont présents dans la poche incubatrice, mais ils peuvent y avoir été entraînés par les œufs. En effet, les très jeunes

Source : MNHN, Paris

embryons qui n'ont encore que quelques cellules sont entourés sur les coupes d'une couronne de spermatozoïdes au contact de la membrane externe de l'œuf.

b) *Le développement embryonnaire.*

Les premières divisions de l'œuf sont extrêmement rapides, on ne les trouve qu'exceptionnellement sur les coupes. En général, on observe dans la cavité incubatrice, des embryons à partir du stade « Gastrula ». Toutes les cellules sont encore chargées de vitellus. La taille de ces embryons est semblable à celle de l'œuf (Pl. VI). A côté de ces stades très jeunes, et disposés sans ordre particulier dans la poche incubatrice, se trouvent des têtards d'évolution plus ou moins avancée. Les têtards ovales possèdent une queue très développée généralement droite ou très peu enroulée autour du corps. Ils sont munis de deux corpuscules : le photolithe et l'otolithe plus gros (Pl. IV). La tunique se développe pendant l'incubation et prend l'aspect exact de la tunique de l'adulte. Son épaisseur est à peu près égale au 1/5 du diamètre du corps. Sous cette tunique le manteau est déjà différencié. Les papilles de fixation caractéristiques des têtards d'ascidies sont ici invisibles sous la tunique. Par contre des ampoules vasculaires (a.v.) très caractéristiques (8 le plus souvent) sont régulièrement réparties dans la tunique (fig. 30). A un stade assez avancé, les siphons sont discernables sous forme d'invaginations de la tunique et du manteau; la cavité atriale s'individualise ainsi que la cavité branchiale. Le tube digestif apparaît seulement sous forme d'une masse arrondie dans une accumulation de réserves vitellines (fig. 30, D 2).

Les fibres musculaires du manteau commencent à se différencier quand les têtards sont encore dans la cavité incubatrice (Pl. VII).

Les têtards âgés s'orientent chez *H. replans*; ils ne le font pas dans les autres espèces. Leur émission dans l'eau de mer est successive, un seul têtard à la fois franchit le siphon cloacal et en obture complètement le diamètre.

Les embryons émis dans l'eau de mer de façon normale sont munis d'une queue mais ne nagent pas. Pour les espèces observées en élevage (*H. fagei, H. separ*) les jeunes se collent près de l'individu mère ou même sur sa tunique (Pl. III). L'agitation de l'eau, les vibrations provoquent la formation de papilles tunicales qui dépendent des ampoules vasculaires dont nous avons parlé et qui fixent le jeune au substrat, dans une orientation quelconque.

c) *Développement des jeunes* (fig. 30 à 32).

La métamorphose est très rapide (quelques heures). La queue régresse et disparaît ainsi que la tunique qui l'entoure. Les siphons sont déjà nettement formés mais ne s'ouvrent pas. Le tissu branchial est présent et se perce immédiatement d'un stigmate de chaque côté. Ce stigmate grandit tandis qu'un deuxième apparaît contre le tissu digestif. Les siphons s'ouvrent à ce moment. Les réserves vitellines (vit.) sont encore très importantes. L'endostyle (e.) est marqué par un épaississement tissulaire. Opposé à lui, le statocyste (st.) est très visible et s'est rapproché du manteau par rapport à celui du têtard dans la cavité incubatrice. Le ganglion nerveux (s.n.), peu net, est représenté par une accumulation de noyaux antérieure au statocyste (fig. 30).

Source : MNHN, Paris

Ce développement représente la répétition exacte de ce que nous avons vu pour *Psammostyela*.

A partir du moment où la branchie est fonctionnelle, la forme Ascidie est réalisée. On distingue de chaque côté de la branchie le premier protostigmate (pr.) très élargi sur lequel on peut déjà observer un pont cellulaire très fin, antéro-postérieur (fig. 30, D2). Sous ce premier protostigmate apparaît une petite perforation, au milieu d'une accumulation cellulaire. L'estomac (est.) est visible ainsi que l'œsophage (œs.) et l'intestin (i.). Au contact de l'estomac et de la branchie une vésicule arrondie représente l'ébauche du cœur (c.). Dès ce premier stade l'animal est contractile, les muscles des siphons sont fonctionnels et capables de les fermer et de les rétracter.

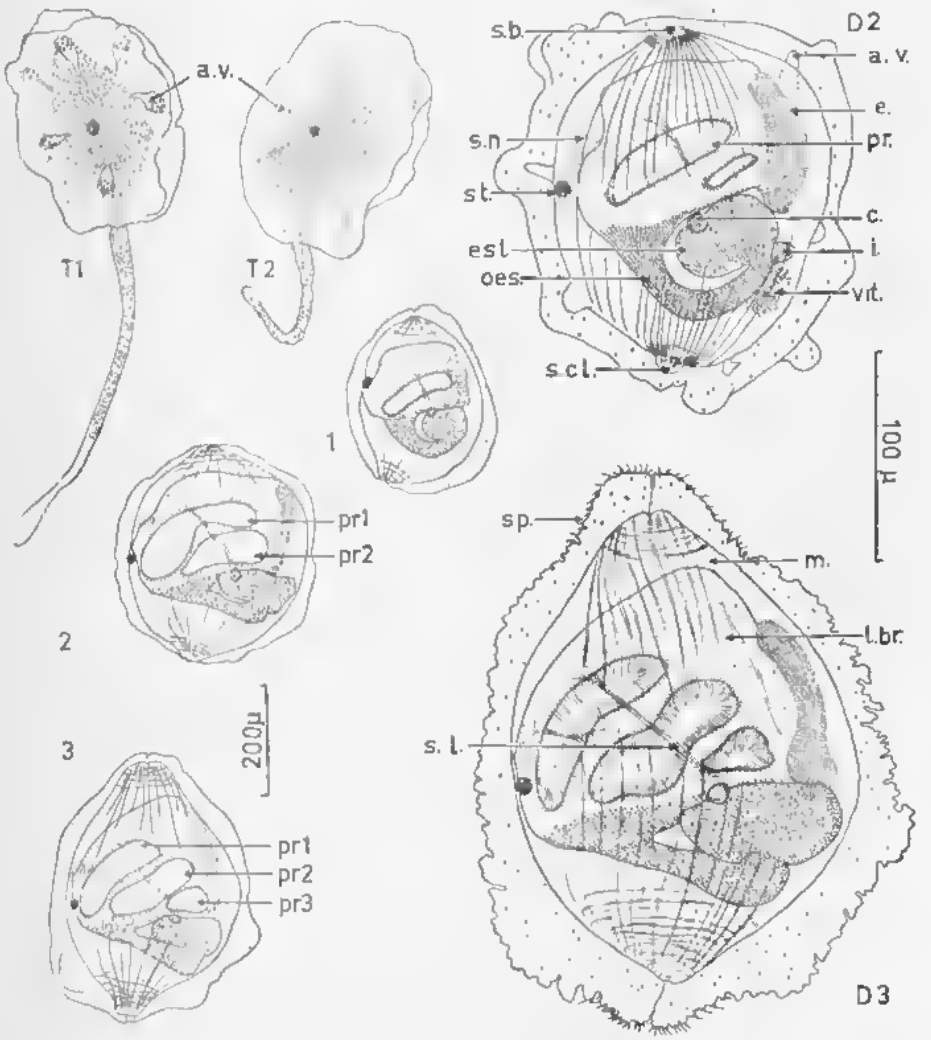


Fig. 30. — Développement de *Heterostigma ganochorica* n. sp. : T1, têtard dans la cavité incubatrice; T2, têtard au moment de la ponte; 1, 2 et 3, premiers stades de l'organogenèse; D2 et D3, détails des stades 2 et 3.

Source : MNHN, Paris

Dans un deuxième stade, le deuxième protostigmate s'élargit tandis qu'une condensation de cellules apparaît plus postérieurement annonçant le troisième protostigmate. Le pont membraneux qui barrait la première

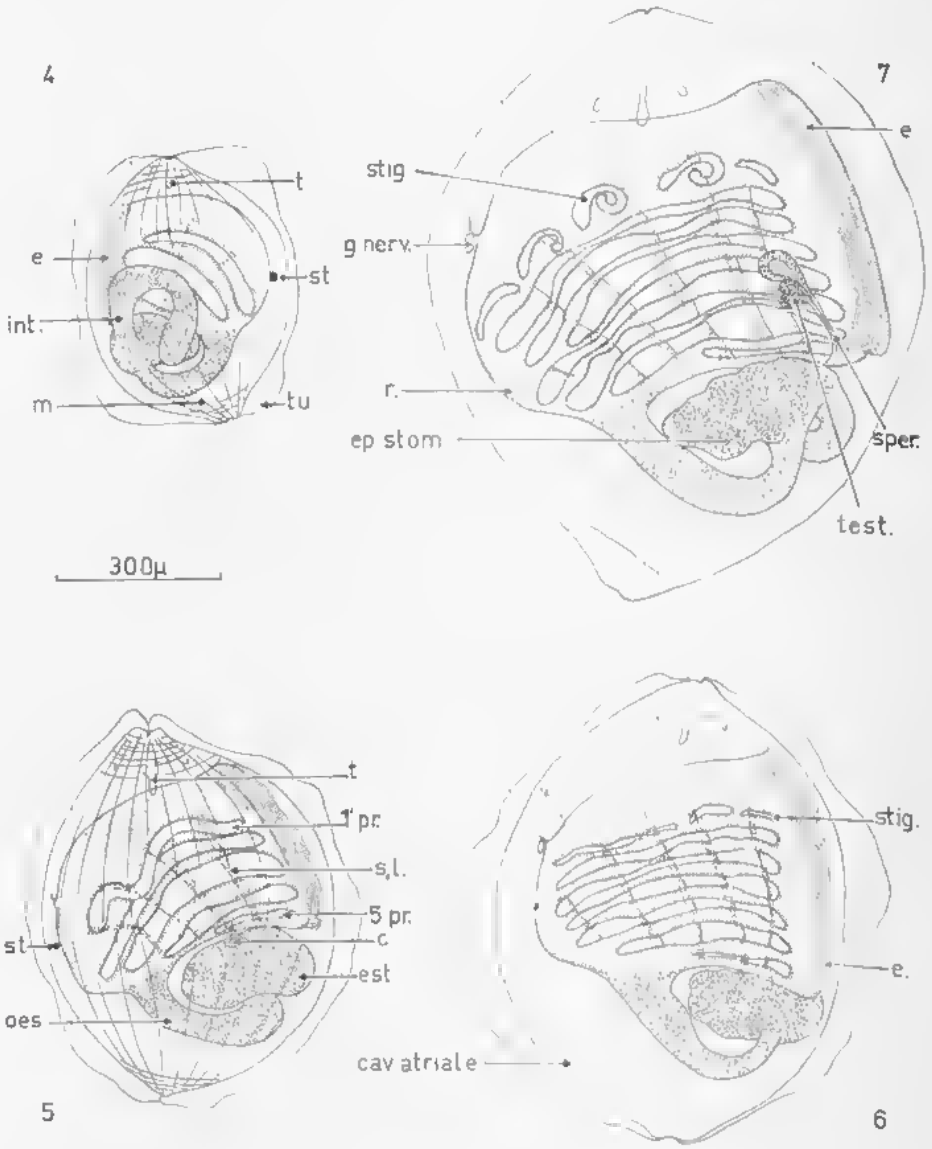


FIG. 31. — Développement de *Heterostigma gonochorica* n. sp. : 4, 5, 6 et 7, stades successifs à 4, 5, 7 et 8 protostigmates.

perforation se prolonge au-dessus de la deuxième sur la face interne de la branchie. Les réserves vitellines diminuent tandis que sur la face dorsale le statocyste se déplace vers le siphon cloacal. Les deux siphons sont parfaitement opposés.

Source : MNHN, Paris

Dans le stade à trois protostigmates, il n'y a pas de modifications essentielles. Sur le premier protostigmate formé, apparaît dorsalement par rapport au premier, un deuxième sinus longitudinal (s.l.). Le développement est absolument symétrique des deux côtés. L'animal au troisième stade présente parfois de petites expansions de la tunique à partir de ce moment, mais le phénomène s'accentuera ultérieurement. La branchie semble pivoter autour de l'estomac. Ceci n'est pas une véritable rotation : en réalité l'accroissement des protostigmates est plus rapide du côté dorsal que du côté ventral. Le tissu branchial atteint rapidement la paroi constituée par le manteau. La boucle intestinale se développe en même temps et repousse aussi la branchie dorsalement. Les protostigmates qui suivent le tissu branchial se courbent donc en croissant (fig. 30, D 3). L'estomac reste médian et postérieur mais l'intestin commence à s'incliner vers la gauche.

Avec quatre protostigmates, la jeune *Heterostigma* acquiert deux tentacules (t.) (en position latérale) et un troisième sinus longitudinal commence à s'élever du côté de l'endostyle (fig. 31).

Au stade de cinq stigmates (fig. 31, 5) cinq sinus longitudinaux sont formés, et le premier protostigmate prend une allure ondulée. Il existe à ce moment quatre tentacules. Le statocyste est toujours présent. Le réseau museulaire (m.) couvre maintenant l'ensemble du corps. La taille de l'animal a très nettement augmenté. Mais les mesures effectuées sur plusieurs animaux au même stade d'évolution branchiale ne donnent pas les mêmes résultats. La forme du corps n'est pas toujours la même et passe, selon les individus, d'une sphère à un fuseau allongé.

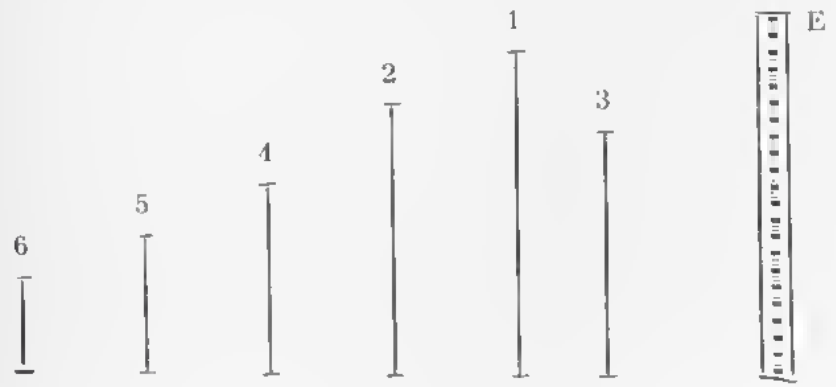
Pendant que de nouveaux protostigmates apparaissent, le premier se découpe et les tronçons se spiralisent. Les coupures n'ont pas lieu sous les sinus longitudinaux, mais entre ceux-ci, régulièrement (fig. 31, 6 et 7).

Contrairement à ce que nous avons vu pour les *Styelidae*, les stigmates ainsi constitués prennent une forme arquée, les deux extrémités latérales prolifèrent vers la face postérieure mais l'une des deux progresse beaucoup plus vite.

Le dernier sinus longitudinal apparaît du côté du raphé dorsal qui n'est toujours pas formé, alors que l'endostyle glandulaire présente une morphologie adulte.

C'est à ce stade que l'on commence à distinguer les gonades.

On peut résumer l'ordre d'apparition des sinus longitudinaux par le schéma suivant :



Source : MNHN, Paris

Il semble bien qu'il y ait une différence dans la structure de la branchie entre le côté dorsal par rapport au premier sinus longitudinal formé et le côté ventral. Dès la formation des premiers infundibula on constate que les stigmates du côté dorsal s'enroulent dans le sens des aiguilles d'une montre, et dans le sens inverse du côté ventral, sous le sinus le plus proche de l'endostyle (fig. 32). C'est aussi au-dessous de ce sinus ventral que se développe la gonade.

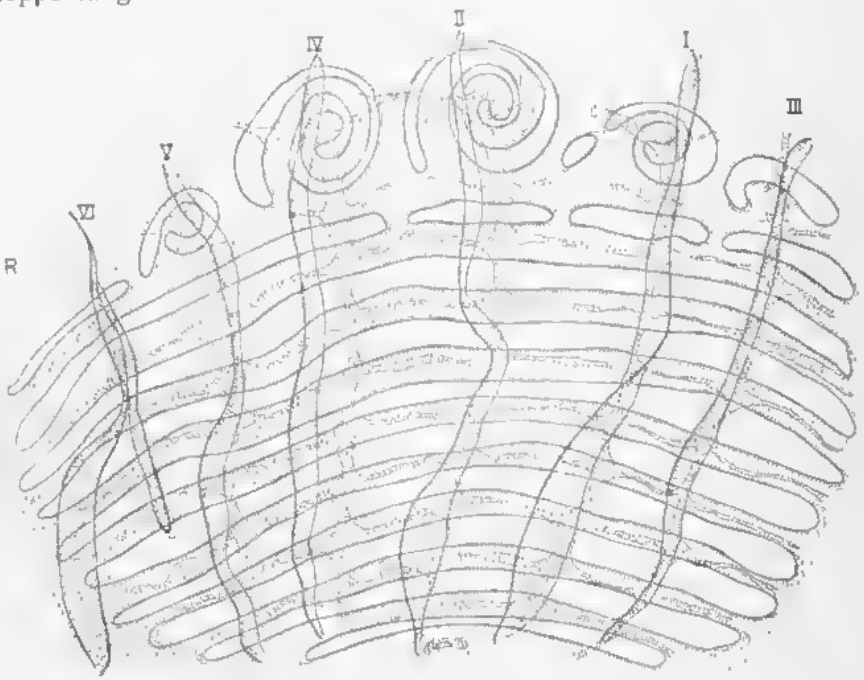


FIG. 32. — Développement de *Heterostigma gonochorica* n. sp. : découpage des premiers protostigmates et formation des infundibula.

Les sinus transverses, dont nous n'avons pas parlé jusqu'à présent, prennent naissance dés le troisième et le quatrième stade. Ils s'étendent en même temps que les protostigmates.

Les lames qui surmontent les sinus longitudinaux apparaissent immédiatement avec ceux-ci puis s'élèvent progressivement.

Le raphé ne commence à se former qu'au cinquième stade. Son développement sera plus particulièrement étudié chez *Heterostigma fagei*.

La branchie divisée en deux plans, droit et gauche, par le raphé et l'endostyle, forme un sac fermé dans sa partie postérieure contre l'estomac. Cette sorte de poche est ouverte largement dans sa partie supérieure bordée par le sillon péricoronal. Les deux plans branchiaux, soudés sur leur face postérieure s'écartent l'un de l'autre formant un angle dièdre de 90° au moins dans les tout premiers stades de développement (1 à 5 protostigmates). Au cours de la croissance, cet angle se réduit progressivement. Les portions dorsales et ventrales de la lame fondamentale qui n'étaient pas percées, sont atteintes par la prolifération des stigmates. Les deux plans perforés se rapprochent l'un de l'autre mais ne deviennent jamais complètement parallèles, un angle dièdre de 40° environ subsiste.

Source : MNHN, Paris

Le développement qui vient d'être décrit se rapportait jusqu'à présent à l'espèce *Heterostigma gonochorica* dont les très nombreux exemplaires permettaient des dissections répétées d'individus jeunes. Les branchies ont été colorées à l'hémalun acide de MASSON et montées au Baume du Canada.

REMARQUE

Chez *H. fagei*, on constate une différence dans l'ordre d'apparition des sinus longitudinaux. Si l'on numérote les sinus comme pour *H. gonochorica*, on obtient le schéma suivant, à gauche R 5 - 1 - 2 - 1 - 3 - 6 - E (voir les fig. 33, A et B et 34). Mais dans le cas le plus général, les cinquième et sixième sinus apparaissent en même temps. Il y a là une différence nette avec *H. gonochorica* où il n'apparaît plus de sinus longitudinal dans l'intervalle compris entre le troisième sinus et l'endostyle.

Le développement n'a pu être suivi de façon complète pour les deux autres espèces du genre *Heterostigma*. Nous n'avons eu que très peu d'exemplaires de *H. replans*, seulement deux jeunes, dont le développement était déjà trop avancé. Pour *H. separ*, nous n'avons pas récolté d'Ascidies jeunes; nous avons seulement assisté à la ponte et au développement des têtards jusqu'au stade à trois protostigmates.

d) *Formation du raphé* (fig. 33 et 34).

Les figures du développement branchial de *Heterostigma gonochorica* ne montrent pas l'importance ni l'emplacement du raphé. En effet, les premiers stades en sont dépourvus. Le raphé semble apparaître à un âge avancé, brusquement. En réalité il n'en est rien. La lame dorsale de l'adulte provient de la soudure de papilles formées successivement. Ces papilles apparaissent de bas en haut, la première étant située près de l'entrée de l'œsophage, la dernière sous l'extrémité du premier protostigmate.

Les figures qui correspondent à la description donnée ci-dessous appartiennent à l'espèce *H. fagei*. Les images données par *H. gonochorica* sont semblables, mais nous avons choisi des préparations de l'espèce française pour des raisons techniques : les préparations de *H. fagei* sont d'une qualité supérieure. Il est nécessaire, pour voir les détails branchiaux, de disséquer des individus très jeunes et très petits, et les fixations successives pendant plusieurs années de l'espèce de Banyuls permettaient une dissection et une coloration meilleures. Les dessins présentés ici ne sont jamais une interprétation mais reproduisent exactement, par le moyen de la chambre claire, les structures existantes.

La première ébauche du raphé se manifeste au moment où se perce le cinquième protostigmate. Il y a alors du côté dorsal, entre les deux faces droite et gauche de la branchie une étendue assez large de tissu non perforé, parcourue seulement par un filet nerveux (s.n.) (fig. 33, A). Ce nerf arrive jusqu'à l'entrée de l'œsophage (œs.). Sur sa gauche, bordant ce qu'il est convenu d'appeler la bouche vraie de l'Ascidie, s'élève un bourrelet du tissu digestif. Ce bourrelet se prolonge par une ride qui borde la partie postérieure de la lame branchiale gauche. Cette ride marque le contact de l'estomac et de la branchie. Au même stade une papille ciliée (pap. r.) pousse entre les extrémités dorsales des troisième et quatrième protostigmates gauches. Cette papille ressemble tout à fait aux bourgeons (non ciliés cette fois) destinés à former les sinus longitudinaux. Elle apparaît comme une prolifération de la paroi interne du troisième sinus transverse.

Source : MNHN, Paris

Au stade suivant (6 protostigmates), la crête œsophagienne s'est élevée. Elle se sépare de la ride de contact branchie-tube digestif. Au-dessus de la première papille dorsale qui s'est allongée, une deuxième formation analogue également ciliée pousse entre le deuxième et le troisième protostigmate gauche (fig. 33, A).

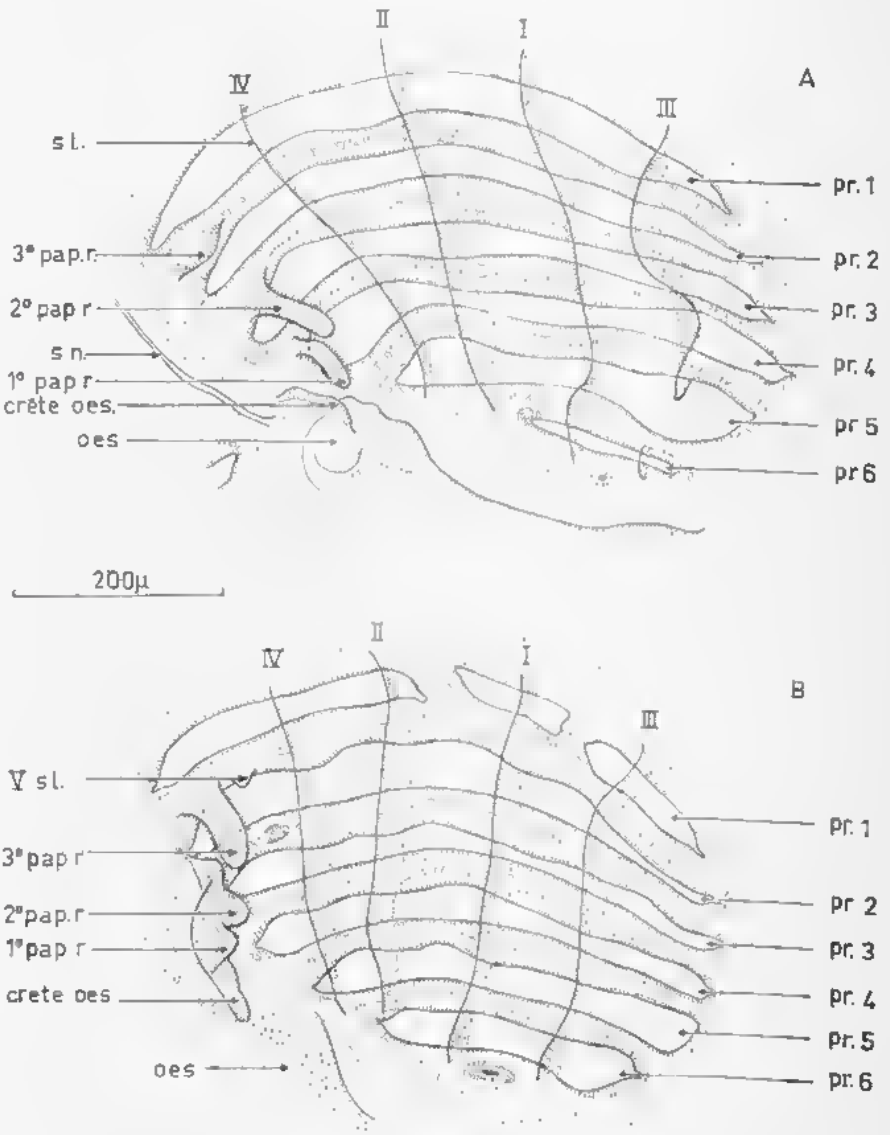


Fig. 33. — Formation du raphé chez *Heterostigma fagei* : deux stades successifs.

Quand le premier protostigmate se découpe et commence à former des spirales, la crête œsophagienne s'est totalement isolée du côté postérieur, mais s'est, par contre-soudée, à la première papille dorsale. Cette première papille se soude elle-même à la deuxième (fig. 33, B), tandis qu'une

Source : MNHN, Paris

troisième expansion du même ordre s'élève entre les extrémités du premier et du deuxième protostigmate. On obtient alors à ce stade une lame lobée et ciliée, surmontée d'une papille longue, ciliée également.

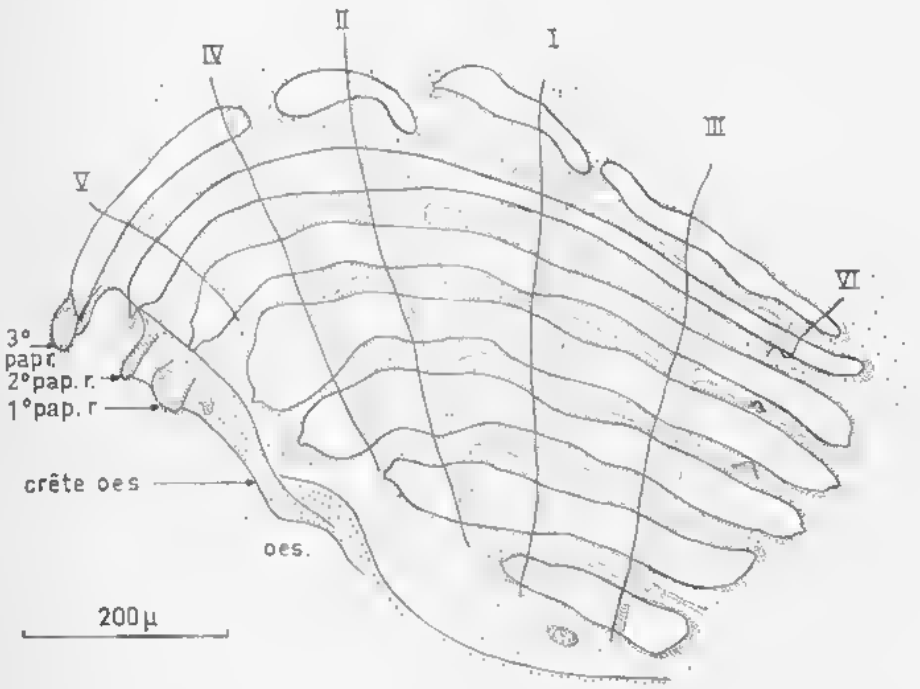


FIG. 34. — Formation du raphé chez *Heterostigma fagei* : troisième stade.

Enfin dans une dernière étape, la troisième papille s'unit à la lame dorsale (fig. 34). Celle-ci ne présente plus que de faibles traces des papilles qui l'ont formée. Le raphé prend sa forme définitive.

Le raphé prend donc entièrement son origine dans la partie gauche de la branchie. C'est une position qu'il conservera d'une façon moins accentuée chez l'adulte.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

CHAPITRE V

APPORT DES ASCIDIES INTERSTITIELLES AU SCHÉMA CLASSIQUE DE L'ÉVOLUTION BRANCHIALE

I. Bref historique des travaux sur le développement des Ascidies

Le développement des larves, et surtout l'embryogenèse des Ascidies ont fait l'objet de très nombreux travaux, depuis 1880 environ. Mais les études se rapportant à la branchie, n'ont pas suscité dans ce groupe autant d'intérêt que la morphogenèse générale, en particulier des diverses lignées cellulaires et la recherche des trois feuillets : ectoderme, endoderme et mésoderme. Ces recherches menées parallèlement à celles qui se faisaient sur l'*Amphioxus* avaient aussi un intérêt évolutif puisque les Ascidies constituent le groupe de Chordés le plus primitif.

Ce n'est que plus tard, après les travaux de KROHN et de VAN BENEDEN et JULIN, qu'une véritable école d'ascidiologistes se constitua pour étudier la formation des stigmates de la branchie des Ascidies. Des Anglais (GARSTANG, WILLEY), des Allemands (SEELIGER, TRAUSTEDT), des Français (PIZON, DAMAS), ont dirigé leurs efforts dans le même sens. Une collaboration s'est alors établie entre DAMAS et les Belges DE SELYS LONGCHAMP et JULIN. C'est à ce moment, c'est-à-dire vers 1901, que s'établirent les premières conclusions sur l'évolution de la branchie des Ascidies, en ne considérant pas seulement les espèces composées, bourgeonnantes, mais toute une série d'Ascidies simples choisies dans toutes les familles. Ces résultats, qui étaient le sujet de polémiques interminables à cette époque, ont été repris et admis de nos jours. L'essentiel des travaux de DAMAS et DE SELYS LONGCHAMP font encore autorité en ce qui concerne l'apparition et l'évolution de la branchie, l'organisation essentielle des stigmates qui s'y développent.

Pour comparer ces données classiques, à ce que nous avons observé nous-même pour les Ascidies interstitielles, nous avons essayé de suivre le développement branchial à partir du massif cellulaire indifférencié de l'embryon. Nous avons préféré étudier ce tissu plus que tout autre parce qu'il est vraiment propre aux tuniciers et qu'il constitue toute la base de la systématique. Nous avons donc tenté de déterminer le plus nettement possible le passage d'un tissu épais à la fine trame branchiale définitive en suivant la percée successive des stigmates, l'accroissement de la lame fondamentale et l'irrigation sanguine progressive des tissus en voie de différenciation par l'intermédiaire de deux sortes de sinus : transversaux et longitudinaux. Enfin, nous parlerons du rôle inducteur des sinus longitudinaux, sur la trame branchiale.

Malheureusement si des travaux similaires ont toujours constitué une masse importante des publications sur les Ascidies, ils concernent presque tous les Ascidies composées. Les Ascidies simples sont en effet plus difficiles à récolter et à étudier. Généralement ovipares, alors que les zoïdes de

Source : MNHN, Paris

nombreuses colonies sont vivipares, la récolte des embryons est délicate. D'autre part, les animaux coloniaux ont l'intérêt de susciter une étude parallèle de la reproduction sexuée et de la reproduction asexuée.

Des auteurs actuels ont entrepris à leur tour des études un peu plus variées sur le développement des Ascidies, en envisageant l'action d'hormones ou de facteurs physico-chimiques externes (Berrill). Mais l'essentiel des publications concerne toujours les Ascidies composées. Il n'y a pas eu d'apports, ni de modifications importantes par rapport aux travaux anciens. Quelques systématiciens ont parfois précisé une particularité de développement des espèces qu'ils rencontraient (ex. : Millar) (1).

Nous ne parlerons, par la suite, que des données classiques de Damas et Berrill qui résument les opinions les plus généralement admises. Nous comparerons nos observations à celles-là. Les publications tout à fait récentes sur les Ascidies ne concernent pratiquement plus que la systématique, sauf quelques études de Millar en Angleterre, et l'école du Professeur Abbott aux U. S. A. Mais là encore, les Ascidies composées sont le plus souvent employées et la plupart des observations ne sont pas publiées.

II. — Quelques données sur les embryons et les têtards

Chez les *Styelidae* et les *Pyuridae*, les deux familles qui nous intéressent plus particulièrement ici, la règle générale est l'oviparité. Nous ne connaissons pas de *Styelidae* possédant une cavité incubatrice différenciée et le développement des têtards dans la cavité atriale est tout à fait exceptionnel [*Styela yakulatensis* Ritter, *Polycarpa tinctor* (Quoy et Gaimard)]. Chez les *Pyuridae*, il n'existe que trois exemples de viviparité : *Boltenia echinata* (L.), *Cratostigma gravellophila* (Pérès), *Cratostigma regularis* C. Monniot. Il est intéressant de remarquer à cette occasion que les stades jeunes du genre *Cratostigma* sont certainement interstitiels, bien que les récoltes soient insuffisantes pour pouvoir prendre une position nette à ce sujet. Les autres genres cités vivent sur les sables.

Actuellement toutes les *Styelidae* et les *Pyuridae* interstitielles sont vivipares. Leur développement est particulièrement condensé. On ne peut distinguer les structures larvaires transitoires étudiées par Berrill. Il n'existe qu'une cavité et qu'un seul orifice atrial. Le premier protostigmate percé est visible dans l'embryon encore situé dans la cavité incubatrice. Il n'est pas cilié au début, mais l'apparition des cils se fait au moment de la ponte. Sous ce premier protostigmate, toujours chez le têtard, on aperçoit une condensation de noyaux, et cet amas sera à l'origine du deuxième protostigmate, immédiatement après la ponte ou la métamorphose, puisque les deux phénomènes sont simultanés ou presque.

La métamorphose des Ascidies interstitielles n'apporte pas de remaniements internes importants par rapport à la structure du têtard. Elle est marquée seulement par la régression totale et rapide de la queue et l'ou-

(1) La bibliographie relative au développement branchial des Ascidies simples sera donnée en fin de chapitre. Celle qui concerne les Ascidies composées est tellement importante qu'elle nous éloignerait beaucoup de notre sujet. Nous avons étendu les références à toutes les familles d'Ascidies simples, mais cette bibliographie essentielle reste volontairement très incomplète.

Source : MNHN, Paris

verture plus lente des deux siphons : branchial d'abord, puis atrial. La musculature, l'endostyle, l'ébauche du tube digestif étaient déjà présents chez le têtard ainsi que la tunique, munie de ses ampoules vasculaires.

III. — Le développement post-embryonnaire. — Les protostigmates

Chez les *Styelidae*, comme chez les *Pyuridae* interstitielles, les stigmates apparaissent successivement. On ne peut distinguer aucune différence dans les tous premiers stades, entre les jeunes des deux familles. Il est nécessaire d'isoler les parents au moment de la ponte pour savoir quel est le type d'animal étudié. A la métamorphose, sous la première fente branchiale se place une accumulation de noyaux dans la lame fondamentale. Ce nodule se perce en son centre et s'agrandit pour former un nouveau protostigmate sous le premier, tandis qu'un troisième bourgeon apparaît sous les deux premières fentes. C'est ce que nous avons déjà décrit (fig. 27 à 32).

Les protostigmates se percent donc *indépendamment* et *successivement* d'avant en arrière. Cela correspond exactement à la classification donnée par Damas 1904, pour les différentes familles de tuniciers, classification que nous résumons ici :

Polyprostigmata — Formes à nombre indéterminé de protostigmates; ouvertures formées successivement et régulièrement d'avant en arrière.	Pyuridae Styelidae (Polystyelidae) (Botryllidae)
Hexaprostigmata — Formes pourvues de six paires de protostigmates.	Molgulidae Corellidae Ascidiidae Cionidae
Tetraprostigmata — Formes pourvues de quatre paires de protostigmates.	(Perophoridae)
Diprostigmata — Formes pourvues de deux paires de protostigmates.	(Clavelinidae) (Polyclinidae) (Didemnidae)

Nous regrettons beaucoup de n'avoir pu obtenir la ponte et le développement post-embryonnaire des Phlébobranches qui auraient pu donner une précieuse vérification à la division des Ascidies en *Polyprostigmata*, *Hexaprostigmata*, *Tetraprostigmata*, et *Diprostigmata*.

Nous espérons poursuivre ce travail ultérieurement.

IV. Évolution des protostigmates en stigmates vrais

La règle du polyprostigmatisme admise, voyons comment Damas a interprété la transformation des protostigmates (terme créé par Garstang 1892) en stigmates vrais, cette évolution ne suscitant aucune discussion d'ordre général jusqu'à présent.

« Ces protostigmates se subdivisent en stigmates ovalaires d'abord, transversaux, puis s'orientent longitudinalement, constituant enfin des rangées transversales de stigmates droits »... « le nombre total de

Source : MNHN, Paris

protostigmates et celui des replis sont choses variables suivant les genres et les espèces et forment par conséquent des éléments de diagnose excellents ».

Cette division progressive des protostigmates est valable pour les *Styelidae* et les *Pyuridae* interstitielles jusqu'au stade où la branchie comporte six protostigmates. Nous séparons à partir de là l'évolution ultérieure de la branchie dans les deux familles.

1) Les Styelidae :

Les premiers protostigmates formés sont ceux qui se divisent en premier lieu selon le schéma de Damas cité plus haut. Les Protostigmates se divisent par l'apparition de bourgeons de chaque côté (antérieur et postérieur) du protostigmate *transverse*. Ces bourgeons s'accroissent, se rejoignent et se soudent séparant ainsi deux tronçons du protostigmate, comme l'indique de Selys Longchamp. Les divisions successives aboutissent à des stigmates droits séparés par des cloisons perpendiculaires aux stigmates transverses.

Nous n'avons pas trouvé de références indiquant le rôle joué par les sinus longitudinaux dans l'apparition des bourgeons à l'origine de la division des fentes primordiales en stigmates vrais. Chez les *Styelidae* interstitielles ces coupures apparaissent de façon irrégulière, en n'importe quel point du protostigmate, entre les sinus longitudinaux, mais à n'importe quelle distance de ceux-ci (fig. 28). Cette division irrégulière au départ semble caractéristique des *Styelidae*. Chaque fragment de protostigmate ainsi divisé va pousser vers l'avant et vers l'arrière pour former le stigmate longitudinal. Une fois les stigmates longitudinaux constitués, il apparaît encore des protostigmates dans la partie postérieure de la branchie. Mais ces néoformations ont une limite (variable probablement selon les espèces).

Les stigmates vrais ainsi formés sont disposés en rangées, séparées par les sinus transverses dits de 1er ordre, ceux qui parcouraient les espaces intermédiaires entre les protostigmates.

De nouvelles subdivisions, mais cette fois perpendiculaires aux premières, vont découper en deux les stigmates par extension progressive de ponts très fins. Ceux-ci sont formés par la soudure de papilles qui s'élèvent au-dessus des sinus longitudinaux interstigmatiques jusqu'à diviser complètement une rangée transversale de stigmates longitudinaux. Ces ponts se rejoignent petit à petit, les sinus sanguins qu'ils portent entrent en communication et l'on obtient de cette manière les sinus transverses de second ordre (fig. 29). De la même façon, on peut obtenir des sinus de troisième ordre. Chez les *Styelidae* interstitielles l'évolution branchiale s'arrête aux sinus transverses de premier ou de second ordre. Il peut exister des sinus parastigmatiques, c'est-à-dire des ponts équivalents à ceux qui forment les sinus transverses de second ordre, mais qui ne couvrent que quelques stigmates, sans parcourir la branchie d'un sinus longitudinal au suivant.

Ce mode de développement branchial est très net chez les *Styelidae* interstitielles parce qu'elles subissent un retard et sont bloquées à un stade jeune. Il correspond à la description classique de l'évolution post-embryonnaire des *Styelidae*.

Source : MNHN, Paris

2) Cas des Pyuridae :

Pour les espèces du g. *Heterostigma*, seules *Pyuridae* interstitielles jusqu'à présent, le développement ne suit pas celui que nous venons de décrire pour les *Styelidae*.

A partir de 5 ou 6 protostigmates, le premier formé (comme nous l'avons vu dans le chapitre antérieur) se divise entre les sinus longitudinaux (fig. 31). Il se découpe ainsi en 6 tronçons seulement. Chaque tronçon évoluera de la même façon, sous un sinus longitudinal, les plus centraux avec une vitesse un peu plus grande. Au fur et à mesure de la différenciation du premier protostigmate, le deuxième, puis le troisième, etc... subissent la même évolution, tandis que de nouvelles perforations apparaissent dans la partie postérieure du sac branchial.

Une différence importante entre les *Styelidae* et les *Pyuridae* se manifeste très tôt. Chacun des six tronçons provenant d'un protostigmate prolifère par ses extrémités dorsale et ventrale, qui se courbent vers la partie postérieure de la branchie pour atteindre une première forme en arc de cercle. A partir de cet arc, dont le centre se trouve toujours sous un sinus longitudinal, une des extrémités du stigmate prolifère beaucoup plus que l'autre et s'enroule en une spirale dont les tours deviennent de plus en plus serrés. L'autre extrémité du stigmate pousse en sens inverse (fig. 32). Le développement de la spirale entraîne donc une élévation des tissus au-dessus du niveau primitif en soulevant le sinus longitudinal. Donc la structure fondamentale du stigmate vrai des *Pyuridae* interstitielles est une spirale, plus ou moins développée.

Cette spirale ininterrompue est doublée d'un sinus équivalent, longitudinal, interstigmatique, qui se spiralise en même temps que le stigmate.

Comme dans le cas des *Styelidae* ces sinus peuvent bourgeonner et former des ponts ou sinus parastigmatiques au-dessus des perforations. On atteint alors le stade final chez le genre *Heterostigma*, en ajoutant une précision : la lame fondamentale s'étend elle aussi pendant l'accroissement circulaire du stigmate ; elle est plus resserrée entre les spirales, ce qui accentue l'enfoncement de la spirale en cône vers la partie interne de la branchie. Ce cône est plus ou moins profond suivant le nombre de tours de spire et le mode d'enroulement : lâche ou serré. Il porte le nom d' « infundibulum ».

Une deuxième différence importante entre les *Pyuridae* et les *Styelidae* interstitielles consiste en un arrêt de la transformation des protostigmates en infundibula à un stade donné. Il subsiste toujours des protostigmates indivis chez les *Heterostigma* adultes. Mais ce n'est plus vraiment une structure fondamentale des *Pyuridae*, il s'agit simplement d'un caractère générique.

La structure spiralée n'est pas toujours aussi régulière dans toutes les espèces. La spirale peut se diviser de plusieurs façons, par l'apparition de sinus parastigmatiques : soit le long d'une ligne définie, par exemple sous le sinus longitudinal, cas de *H. separ* ; soit de façon irrégulière dans les derniers tours de spire : *H. gonochorica* et *H. replans* pour les individus très âgés. Ces tronçons ont une tendance à devenir rectilignes.

Claude Monniot (1) a montré que cette structure spiralée provenant

(1) Monniot (C.), 1965. — Étude systématique et évolutive de la famille des Pyuridae. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* Sous presse.

Source : MNHN, Paris

directement des protostigmates était fondamentale dans la famille des *Pyuridae*. Il a pu suivre toutes les étapes intermédiaires entre le passage de la structure primitive du g. *Heterostigma* et la branchie à stigmates droits, ressemblant beaucoup à celle des *Styelidae*. En effet, le g. *Cratostigma* à biologie « semi-interstitielle » a une branchie constituée exclusivement d'infundibula : tous les protostigmates ont subi une évolution. Puis, dans le g. *Hartmeyeria*, les infundibula existent toujours sous les plis branchiaux, tandis que les parties externes des spirales se sont découpées pour former des stigmates droits entre les plis. Chez *Microcosmus*, les spirales sont encore visibles sur les branchies d'individus jeunes, tandis que le découpage du stigmate primitif en stigmates droits prend la plus grande importance. Enfin, pour le g. *Pyura*, le développement est très condensé et même chez de très jeunes exemplaires on ne retrouve que très rarement une indication de spirale au sommet des plis.

L'étude du développement branchial des Ascidies interstitielles a donc permis d'apporter des données nouvelles très importantes sur l'évolution de la famille des *Pyuridae*, et permet de comprendre la différence essentielle entre la signification des stigmates droits dans les adultes des deux familles : *Styelidae* et *Pyuridae*.

Abbott (D. P.), 1955. — Larval structure and activity in the ascidian *Metandrocarpa taylori*. *J. morph.*, **97**, n° 3, (569-594).

Van beneden (P. J.), 1846. — Recherches sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. *Mem. Acad. Roy. Belge*, **20**, n° 1, (1-66), pl. 1-4.

Van Beneden (P. J.), Julin (C.), 1884. — Recherches sur le développement post-embryonnaire d'une phallusie (*Ph. scabroïdes* n. sp.). *Arch. Biol.*, **5**, (611-637).

Van Beneden (P. J.), Julin (C.), 1887. — Recherches sur la morphologie des Tuniciers. *Arch. Biol.*, **6**.

Berrill (N. J.), 1929. — Studies in Tunicate development. Part. 1 General physiology of development of simple ascidians. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, **218**, (37-78).

Berrill (N. J.), 1931. — Studies in Tunicate development. Part. II. Abbreviation of development in the Molgulidae. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, **219**, (280-346).

Berrill (N. J.), 1936. — Studies in Tunicate development, Part. III. Differential retardation and acceleration. *Phil. Trans. Roy Soc. London*, ser. B, **225**, (255-316).

Berrill (N. J.), 1946. — Size and organisation in the development of Ascidians. *in* Essays on growth and form -- Oxford Univ. press.

Berril (N. J.), 1947. — Metamorphosis in Ascidians. *J. morph.*, **81**, n° 2, (249-268).

Berrill (N. J.), 1947. — The development and growth of *Ciona*. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **26**, (616-625).

Berrill (N. J.), 1948. — The nature of Acidian tadpole, with ference to *Boltenia echinata*. *J. morph.*, **82**, n° 3, (296-285).

Berrill (N. J.), 1950. — The Tunicata with an account of british species. *Ray Society, London*, (354 p.)

Source : MNHN, Paris

CONKLIN (F. G.), 1931. — The development of centrifuged eggs of Ascidians. *J. exp. zool.*, **60**, (1-119).

DAMAS (D.), 1901. — Étude du sac branchial chez *Ciona intestinalis*. *Arch. Biol.*, **17**, (1-32), 2 pl.

DAMAS (D.), 1902. — Recherches sur le développement des Molgules. *Arch. Biol.*, **18**, (599-664), pl. 25-28.

DAMAS (D.), 1904. — Contribution à l'étude des Tuniciers II. *Arch. Biol.*, **20**, (744-833), pl. X à XIII.

FETCHER (P.), 1907. — Beitrage zur Kenntnis der Kiemenspaltenbildung der Ascidien. *Zeitsch. Wiss. Zool. Leipzig*, **86**, 12, (523-556).

GARSTANG (W.), 1892. — On the development of the stigmata in the Ascidians. *Proc. Roy. Soc.*, **51**, (505-513).

GRAVE (C.), 1925. — Preliminary report of development and behavior of larval ascidians and perimicily in spawning of certain marine invertebrates. *Carnrg. Inst. Wash. Year Book*, **24**, (224-228).

GRAVE (C.), 1926. — *Molgula citrina* (Alder et Hancock) — Activities and structure of the free-swimming larva. *J. morph.*, **42**, (453-471), pl. 1-2.

GRAVE (C.), 1944. — The larva of *Styela* (*Cynthia*) *partita*. Structure activities and duration of life. *J. morph.*, **75**, (173-188).

GRAVE (C.) et NICOLL (P. A.), 1939. — Studies of larval life and metamorphosis in *Ascidia nigra* and species of *Polyandrocarpa*. *Carneg. Inst. Wash. pub.*, n° 452, (209-292).

GOODBODY (I.), 1963. — The biology of *Ascidia nigra* (Savigny) II — The development and survival of young ascidians. *Biol. Bull.*, **124**, n° 1, (31-44).

HIRAI (E.), 1941. — An outline of the development of *Cynthia roretzi* Drasche. *Sci. rep. Tôhoku univ.*, ser. 4, **16**, (257-61).

HIRAI (E.), 1951. — A comparative study of the structures of the tadpoles of Ascidians. *Sci. rep. Tôhoku univ.*, ser. 4, *biol.*, **21**, (79-87).

HUNTSMAN (A. G.), 1913. — Prolostigmata in Ascidians. *Proc. Roy. Soc. London*, ser. B, **86**, (440-453).

JUST (E. E.), 1934. — On the rearing of *Ciona intestinalis* under laboratory conditions to sexual maturity. *Year b. Carneg. Inst. Wash.*, n° 33, (270).

KASAS (O. M.), 1940. — Structure of the larvae of Ascidians *Dendrodoa grossularia* and their metamorphosis. *Bull. acad. Sci. U.S.S.R., biol.*, (862-883).

KROHN, 1882. — Ueber die Entwicklung der Ascidien. *Muller's Arkiv.*

LACAZE-DUTHIERS (H. de), 1877. — Histoire des Ascidies simples des côtes de France II. *Arch. zool. exper.*, **6**, (457-676).

LAHILLE (M. F.), 1887. — Étude systématique des Tuniciers. *C.R. Assoc. Franç.* Paris., **16**, part. 2, (667-677).

LÜTZEN (J.), 1960. — The reproductive cycle and larval anatomy of the ascidian *Styela rustica* (L.). *Vid. Meddl. Dansk. Nat. For.*, **123**, (227-235).

MILLAR (R. H.), 1951. — The development and early stages of the Ascidian *Pyura squamulosa* (Alder). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **30**, (27-31).

MILLAR (R. H.), 1951. — The development of the Ascidian *Pyura microcosmus* (Savigny). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **33**, (403-407).

MILLAR (R. H.), 1954. — The breeding and development of Ascidian *Pelonaia corrugata* Forbes et Goodsir. *J. mar. biol. ass. U.K.*, **33**, (681-687).

MILLAR (R. H.), 1958. — The breeding season of some littoral Ascidians in Scottish waters. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **37**, (649-652).

MILLAR (R. H.), 1962. — The breeding and development of Ascidians *Polycarpa tinctor*. *Quart. j. micr. Sci.*, **103**, part. III, (399-403).

MILLAR (R. H.), 1963. — The development and larva of *Styela coriacea*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **43**, (71-74).

Source : MNHN, Paris

PÉRÈS (J. M.), 1943. — Recherches sur le sang et les organes neuraux des Tuniciers. *Ann. Insl. Oceanogr. Monaco*, **21**, (229-359).

PÉRÈS (J. M.), 1952. — Recherches sur le cycle sexuel de *Ciona intestinalis*. *Arch. Anat. Micr. Morph. Exp.*, **41**, n° 2, (153-183).

PÉRÈS (J. M.), 1954. — Considérations sur le fonctionnement ovarien chez *Ciona intestinalis* (L.). *Arch. anat. Micr. Morph. Exp.*, **43**, n° 1, (58-78).

ROULE (L.), 1884. — Recherches sur les Ascidies simples. *Ann. mus. Hist. Nat. Marseille Zool.*, **2**, (7-270).

SÉBASTIAN (V. O.), 1953. — The development of *Herdmania pallida* (Heller). *Proc. indian acad. Sci.*, *B*, **37**, (174-187).

SEELIGER (O.), 1884. — Ueber die entstehung des peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien. *Zeitsch. Wissensch. Zool.*, **56**, pl. 20.

SELYS LONGCHAMPS (M. DE), 1891. — Étude de la branchie chez *Ascidiella scabroïdes*. *Arch. Biol.*, **16**, 3 pl.

SELYS LONGCHAMPS (M. DE), 1900. — Étude du développement de la branchie chez *Corella* avec une note sur la formation des protostigmates chez *Ciona* et *Ascidiella*. *Arch. biol.*, **17**.

SELYS LONGCHAMP (M. DE) et DAMAS (D.), 1900. — Recherches sur le développement post-embryonnaire et l'organisation de *Molgula ampulloïdes* P. J. Van Beneden. *Arch. Biol.*, **17**.

SELYS LONGCHAMP (M. DE) et DAMAS (D.), 1902. — Recherches sur le développement post-embryonnaire et l'anatomie définitive de *Molgula ampulloïdes*. *Arch. Biol.*, **18**.

TRAUSTEDT (M. P. A.), 1881. — Vestindiske Ascidiae simplices, Forste Afdeling Phallusiadae. *Vid. Meddel. nat. For. Kjöbenhavn*, (257-288), pl. 4-5.

TRAUSTEDT (M. P. A.), 1882. — Vestindiske Ascidiae simplices. Anden Afdeling Molgulidae of Cynthiadae. *Vid. Medd. Dansk. Nat. For. Kjöbenhavn*, (108-136), pl. 5-6.

WALLACE (H.), 1961. — The breeding and development of *Styela mammiculata* Carliste. *J. mar. biol. ass. U.K.*, **41**, (187-190).

WEISS (P.), 1928. — Experimentelle Untersuchungen über die Metamorphose der Ascidian. *Biol. Zentr.*, **48**, (69-79).

WILLEY (A.), 1893. — Studies on the protochordata. *Quart. J. micr. Sci.*, **34**, (p. 317).

WILLEY (A.), 1894. — *Amphioxus* and the Ancestry of the vertebrates. New-York and London.

WILLEY (A.), 1899. — Recent Work on the Protochordata. *Quart. J. micr. Sci.*, N.S., **42**.

WILLEY (A.), 1900. — On the protostigmata of *Molgula manhallensis* (De Kay). *Quart. J. micr. Sci.*, n° 8., **44**, n° 173, (141-160), 1 pl.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

LE GONOCHORISME CHEZ UNE ASCIDIE

« Ascidians are hermaphrodite without exception if a whole individual or entire life cycle of a colony is considered. » BERRILL 1950 (1).

Jusqu'à présent, il n'existe pas dans la littérature d'Ascidies simples à sexes séparés. Les gonades peuvent être chez certaines *Styelidae* entièrement mâles ou femelles, mais les ovaires et les testicules sont toujours présents ensemble dans un seul individu, même s'ils occupent des positions éloignées. Nous allons examiner les faits qui nous ont amenée à la certitude d'un gonochorisme chez *Heterostigma gonochorica*. Nous avons disséqué un grand nombre de spécimens pour vérifier s'il n'y avait pas dans quelques cas un ovaire plus un testicule. Nous avons procédé à des coupes histologiques pour divers stades de développement. Enfin nous avons essayé de déterminer le *sex ratio* et la répartition des mâles et des femelles en fonction de la taille pour tous les individus en notre possession.

1. — Examen morphologique

Dès la récolte de ces ascidies, nous avons constaté, grâce à la transparence de la tunique, la présence de gonades de deux formes différentes. Nous avons remarqué aussi que, pour une taille semblable, certains exemplaires possédaient de très importantes cavités incubatrices, chargées d'embryons, alors que d'autres n'avaient pas un seul têtard. Nous pensions alors à des cycles successifs de maturation sexuelle et d'incubation. La dissection de plusieurs spécimens des deux types nous a montré que lorsqu'il existait une gonade en forme de haricot, avec des lobules mâles très nets, il n'y avait jamais de têtards. Au contraire la présence d'une cavité incubatrice était toujours liée à une gonade massive qui semblait constituée uniquement d'ovocytes. Cette observation, faite sur des individus de grande taille surtout, a été poursuivie sur des Ascidies plus petites, avec le même résultat. Mais chez les très jeunes femelles, la cavité incubatrice n'était pas toujours développée. Parmi tous les spécimens examinés, nous n'avons jamais rencontré une seule Ascidie possédant deux gonades. Nous avons cité au cours de la description de *H. gonochorica*, l'existence d'un monstre, cet animal présentait d'importantes anomalies de la branchie, mais la gonade, femelle dans ce cas, avait une structure normale. Chez tous les individus observés, non seulement il n'y a qu'une seule gonade, mais elle apparaît toujours unisexuée.

Cette constatation morphologique était, bien entendu, insuffisante pour décider si, dans toute leur épaisseur, ces gonades étaient entièrement mâles ou femelles. Il fallait faire appel à l'histologie pour étudier les parties internes de ces organes.

---

(1) BERRILL (N. J.), 1950. — British Tunicata with an account to british species. *Ray Society*, London.

Source : MNHN, Paris

2. — **Données histologiques** (Pl. V, VI, VII)

Pour des raisons techniques nous avons enlevé la tunique des exemplaires que nous devions couper. Nous avons choisi 3 « mâles » qui apparaissaient morphologiquement comme tels : un très jeune et très petit de 1,8 mm, un de 2,4 mm et un de 4 mm.

D'autre part, nous avons décidé de prendre 4 « femelles » (surtout pour vérifier s'il ne subsistait pas de conduits mâles) aux tailles suivantes : 1,6 mm ; 2,6 mm ; 3 mm ; 4,25 mm. Il nous a semblé que le nombre d'individus et la variété de taille étaient suffisants pour vérifier s'il y avait un passage possible entre la phase mâle et la phase femelle. La morphologie, d'autre part, nous avait déjà montré l'absence d'intermédiaires entre les contours caractéristiques des gonades mâles et ceux des gonades femelles (fig. 7).

Pour vérifier s'il n'y avait pas d'autres gonades dans le reste du corps à des emplacements différents, les exemplaires ont été coupés entièrement (coupes sériées à 5 μ d'épaisseur).

Chez les individus présumés mâles, nous trouvons des figures de spermatogenèse nettes, tout à fait incontestables (Pl. V, Pl. VII). La gonade se présente en lobules polyédriques, aux angles arrondis. Selon l'âge de l'animal, il existe un plus ou moins grand nombre de ces lobules, qui peuvent devenir confluents. On distingue, sur les coupes, la partie périphérique formée de petites cellules : les spermatogonies (Pl. V). A cette couche succèdent, de l'extérieur vers l'intérieur de la gonade, une strate de spermatocytes, cellules beaucoup plus grosses où l'on peut observer de fréquentes figures de division et de migration des chromosomes; on arrive ensuite à des cellules plus petites, intensément colorées par l'hématéine, qui représentent les spermatides. Enfin, dans la partie la plus interne des lobules testiculaires, on distingue les spermatozoïdes flagellés dont la tête a une forme de croissant.

Tous les lobules testiculaires d'une même gonade sont fonctionnels en même temps. Ces lobules se prolongent en canaux spermatiques qui se joignent entre eux pour constituer un spermiducte long à paroi plus épaisse. Les spermatozoïdes sont présents sur toute la longueur des voies génitales mâles.

Nous avons cherché, entre les lobules testiculaires, des îlots cellulaires qui auraient pu représenter des traces de gonades femelles à un stade embryonnaire ou en évolution. Nous n'avons pas pu mettre en évidence de semblables tissus. En effet, les lobules testiculaires sont isolés entre eux et isolés de la cavité atriale par une très fine membrane appliquée contre la couche la plus externe de spermatogonies (Pl. VII).

Les figures présentées par les gonades femelles sont tout aussi nettes. Il n'y a qu'un seul ovaire contenant peu d'ovocytes chez la jeune femelle (Pl. VII) et beaucoup plus chez la femelle âgée (Pl. VI). L'ovaire, comme le testicule, est entouré d'une paroi propre qui l'isole du milieu extérieur. Il existe plusieurs centres d'ovogenèse, situés dans la partie la plus interne de la gonade. Au centre de cette gonade se creuse une cavité ramifiée à paroi mince qui n'est autre que l'épithélium germinatif (e.g.), qui prolifère en certains points, origine de l'ovogenèse. Les ovogonies sont de petites cellules à gros noyaux fortement chromophiles. Elles se transforment en ovocytes qui grossissent jusqu'à une taille considérable. Ceux-ci sont alors constitués

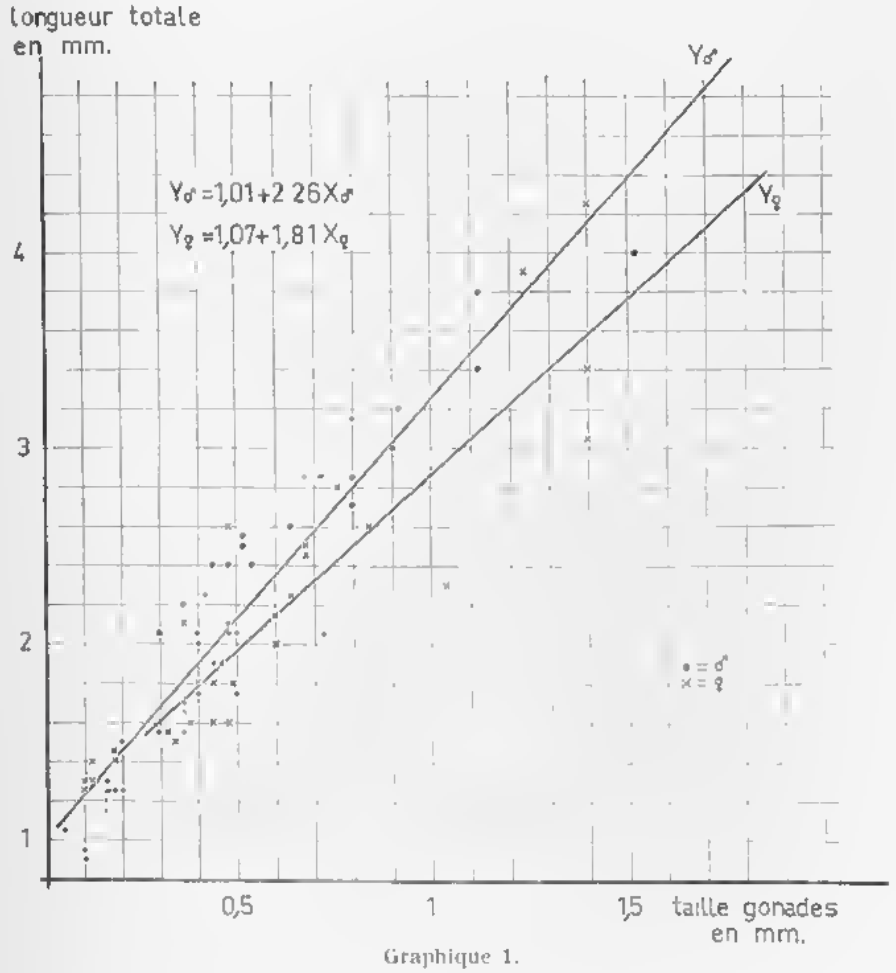
Source : MNHN, Paris

d'un noyau central qui contient un nucléole excentrique, d'une couche de cytoplasme qui se charge peu à peu de globules de vitellus et d'une enveloppe externe de cellules thécales aplaties. Cette évolution cellulaire est visible sur la planche VI.

A partir d'un stade très jeune, et déjà pour le plus petit individu femelle que nous ayons coupé, il existe une cavité incubatrice (c.i.), accolée à l'ovaire, et constituée d'une membrane d'aspect semblable à l'enveloppe ovarienne externe. Cette cavité contient des œufs qui commencent à se diviser et des embryons à tous les stades jusqu'aux têtards à tunique très développée (Pl. VI). On y trouve aussi des spermatozoïdes.

L'incubation n'est pas très fréquente chez les Ascidies simples, par contre elle semble de règle pour les *Pyuridae* et *Styelidae* interstitielles. Chez les espèces du genre *Heterostigma*, la poche incubatrice, creusée dans un tissu différencié, marquerait une adaptation et une évolution importantes. Les figures histologiques de cet organe chez *H. fagei* sont tout à fait semblables à celles données pour *H. gonochorica*.

L'ovaire de *H. gonochorica* ne montre donc aucune trace de tissus mâles. Il n'y a ni spermatogenèse, ni subsistance de conduits qui pourraient



Graphique 1.

Source : MNHN, Paris

faire penser à une phase mâle antérieure (donc à une protandrie) et cela à aucun stade de la croissance. Les figures ovariennes sont semblables pour les quatre spécimens de taille croissante étudiés.

On peut donc affirmer que les sexes sont séparés chez *H. gonochorica*. Il y a non seulement des gonades mâles et des gonades femelles mais des individus mâles et des individus femelles distincts.

Nous avons eu la chance d'avoir en notre possession une centaine d'individus, ce qui nous permet une étude statistique valable. Nous avons compté et mesuré tous les individus sexués. Les résultats sont donnés dans le tableau p. 95. Dans quelques cas les gonades étaient abîmées ou non visibles. Nous n'avons pas tenu compte de ces spécimens dans les calculs.

On remarque que la sex-ratio est égale à 50 %.

Nous avons cherché à représenter la croissance continue des gonades mâles et femelles au cours de la vie des animaux de façon mathématique. Le nombre de spécimens particulièrement élevé, la transparence de la tunique, permettaient des mesures directes de la longueur totale du corps et de la dimension des gonades pour chaque individu. Les causes d'erreur sont de deux sortes : d'une part les animaux ne sont pas fixés en extension mais à divers degrés de contraction. C'est pour cela que nous donnons les mesures du corps à 0,05 mm près. D'autre part la gonade n'est pas toujours bien visible sous la tunique surtout dans le cas des femelles. Pour ces dernières nous avons compté seulement les individus possédant une cavité incubatrice, et la taille de la gonade représente alors la somme des tailles de l'ovaire et de la cavité incubatrice. A partir d'une certaine taille, la ponte est souvent provoquée accidentellement et fausse les résultats.

Nous représentons sur le graphique 1 la dimension totale de l'animal en fonction de la taille de la gonade, elle-même fonction de l'âge. Nous obtenons des points qui se groupent le long d'une droite. La croissance de la gonade est proportionnelle à celle du reste du corps, pour les mâles comme pour les femelles. Il ne peut donc y avoir d'alternances de périodes mâles et femelles.

En appliquant à ces données quelques relations mathématiques employées en statistique, nous pouvons calculer la « régression linéaire ».

Nous prenons pour références le nombre d'individus : N, la taille de l'animal : Y et la dimension de la gonade : X.

L'équation de régression se présentera sous la forme :

$$\boxed{Y = a + b\,X}$$

L'équation de régression devient :

$$(Y - \bar{y}) = r\,(X - \bar{x})$$

si :

$a = \bar{y} - r\,x$ $\quad$ $b = + r$ $\quad$ $\bar{y}$ et $\bar{x}$ représentent les moyennes de Y et X

r est le coefficient de régression :

$$r = \frac{\Sigma\,(X - \bar{x})\,(Y - \bar{y})}{\Sigma\,(X - \bar{x})^2}$$

Source : MNHN, Paris

94 INDIVIDUS

taille ♂ en mm	dimension de la gonade en mm
0,90	0,10
0,95	0,10
1,10	
1,15	0,16
1,20	0,16
1,25	0,20
1,25	0,16
1,25	0,16
1,25	0,18
1,30	0,16
1,50	0,20
1,55	0,36
1,70	0,36
1,75	0,40
1,75	
1,80	
1,90	0,41
2,00	0,40
2,00	0,44
2,05	0,40
2,05	0,30
2,05	0,48
2,05	0,48
2,05	0,72
2,10	0,48
2,10	0,48
2,20	0,36
2,25	0,42
2,40	0,48
2,40	0,54
2,40	0,44
2,40	0,48
2,40	
2,50	0,52
2,55	0,52
2,60	0,64
2,70	0,80
2,85	0,72
2,85	0,80
3,00	0,90
3,15	0,80
3,20	0,91
3,40	1,12
3,60	1,20
3,80	1,12
4,00	1,52

total 46 individus.

taille ♀ en mm	ovaire	cavité incubatrice	o.v. + c.i.
1,05	0,05		
1,25	0,10		
1,30	0,10		
1,30	0,10		
1,30	0,10		
1,30	0,10		
1,30	0,12		
1,40	0,12		
1,40	0,12		
1,40	0,18		
1,45	0,18		
1,50	0,14	0,20	0,34
1,55	0,10	0,20	0,30
1,55	0,12	0,20	0,32
1,60	0,24	0,20	0,44
1,60	0,18	0,30	0,48
1,60	0,18	0,20	0,38
1,65	0,12	0,24	0,36
1,70	0,28	0,22	0,50
1,80	0,24	0,20	0,44
1,80	0,24	0,25	0,49
1,80	0,20	0,20	0,40
1,85			
1,85			
1,90	0,14	0,32	0,46
2,00	0,20	0,40	0,60
2,00	0,32	0,20	0,52
2,05	0,24	0,26	0,50
2,05			
2,10	0,20	0,16	0,36
2,15	0,24	0,36	0,60
2,25	0,28	0,36	0,64
2,30	0,44	0,60	1,04
2,45	0,20	0,48	0,68
2,50	0,28	0,40	0,68
2,60	0,24	0,24	0,48
2,60	0,28	0,56	0,84
2,80	0,36	0,40	0,76
2,85	0,28	0,40	0,68
2,90			
2,95			
3,05	0,52	0,88	1,40
3,40	0,52	0,88	1,40
3,90	0,44	0,80	1,24
4,25	0,56	0,84	1,60
4,65	1,12	1,16	2,28
5,35		2,00	
5,50		3,08	

total 48 individus.

Source : MNHN, Paris

pour les mâles : $Y\,♂ = 2{,}18 + 2{,}26\ (X\,♂ - 0{,}52)$

$$Y\,♂ = 2{,}18 - (2{,}26 \times 0{,}52) + 2{,}26\ X\,♂$$

$$\boxed{Y\,♂ = 1 + 2{,}26\ X\,♂}$$

pour les femelles : $Y\,♀ = 2{,}25 - (1{,}81 \times 0{,}65) + 1{,}81\ X\,♀$

$$\boxed{Y\,♀ = 1{,}07 + 1{,}81\ X\,♀}$$

la taille des gonades est donc proportionnelle à l'âge des individus.

L'application du test de signification montre que le *coefficient de régression linéaire est hautement significatif*, aussi bien pour les femelles que pour les mâles.

A l'origine on constate une taille sensiblement supérieure des femelles par rapport aux mâles. Il y a deux explications possibles; ou la gonade femelle apparaît un peu plus tard au cours du développement, ou la gonade femelle très jeune est moins bien individualisée que le testicule pour un animal de même taille, et elle échappe à l'examen morphologique. D'autre part il semble que les femelles atteignent une plus grande taille que les mâles. Pour cette dernière remarque, nous ne pouvons donner d'interprétation, trop de facteurs sont en jeu. Il y a certainement une influence des moyens de récolte, car les femelles très âgées, à cavité incubatrice énorme, sont le plus souvent entourées de gros graviers maintenus par la tunique (Pl. IV). Elles sont donc plus facilement discernables en plongée et ont pu être récoltées préférentiellement. Il faut penser aussi que les têtards distendent énormément le corps de la femelle et gênent, au cours de la fixation, la contraction générale de l'animal. Enfin, la quantité d'individus examinés est trop faible pour que nous puissions interpréter des différences aussi minimes.

3. — Y a-t-il d'autres ascidies gonochoriques?

La découverte de *H. gonochorica* nous met en présence d'une Ascidie simple à sexes séparés. Nous avons insisté sur ce point car il était nécessaire de fournir des preuves à cette affirmation : le gonochorisme n'a jamais été signalé chez les Ascidies simples, ni pour les Phlébobranches, ni pour les Stolidobranches. Par contre, l'existence de sexes séparés a été discutée longuement par plusieurs auteurs chez certaines espèces d'Ascidies composées de la famille des *Polycitoridae*.

Ärnbäck-Christie-Linde (1) en 1949 a effectué une mise au point sur ce problème à propos du matériel récolté par l'expédition du Discovery. Mais on doute encore de l'existence d'un gonochorisme permanent dans le genre *Sycozoa* seulement. Hartmeyer Michaelsen, Van Beneden, De Selys Longchamp, Herdman, Van Name, Ärnbäck-Christie-Linde, Millar, etc., tous les auteurs spécialistes d'Ascidies, se sont intéressés au problème. Ces auteurs signalaient des colonies de *Polycitoridae* mâles et d'autres femelles. A propos de *Holozoa cylindrica*, Ä. C. L. déclare : « The

(1) Ärnbäck-Christie-Linde (A.), 1949. — On the reproductive organs of *Holozoa cylindrica* Lesson. *Discovery reports*, **25**, (107-112), pl. XXXII.

Source : MNHN, Paris

result of this investigation refute the above mentioned view of HARTMEYER and MICHAELSEN, and gives proofs for an opinion opposite to that of these authors, for as will be shown below, the species in question prove to be hermaphrodites ». Cet auteur conclut à une protandrie chez les espèces des genres *Holozoa* et *Distaplia*. A. C. L. signale ensuite que pour le genre *Sycozoa*, VAN NAME en 1945 admet le gonochorisme. Elle ne le croit pas certain mais possible, n'ayant pas pu étudier elle-même ce matériel. VAN NAME dit lui-même qu'il reprend d'anciennes descriptions sans avoir vu personnellement de colonies de ce type.

En 1960, MILLAR (1) réétudiant le matériel du « Discovery » signale une espèce hermaphrodite de *Sycozoa* et participe à la discussion : « The main reason for separating *Sycozoa* from *Distaplia* has hitherto been the unisexual nature of the colonies of *Sycozoa* and the hermaphrodite nature in *Distaplia*. But the new species *S. anomala* from the « Discovery » collections which in all other respects agrees well with other species of *Sycozoa*, has hermaphrodite colonies as well as unisexual ones ». MILLAR admet en même temps qu'il ignore s'il existe ou non des changements de sexe au cours de l'année. Cependant il insiste sur le fait que les zoïdes, même dans les colonies mâles, ne présentent jamais en même temps de gonades mâles et femelles: « None of the zoids showed any sign of hermaphroditism, and this youngest buds in which any gonads was visible were clearly either male or female ».

Des descriptions plus récentes de plusieurs espèces du genre *Sycozoa* ne résolvent pas le problème, certaines espèces ont des colonies différentes pour chaque sexe, d'autres sont hermaphrodites.

Nous considérerons donc pour l'instant qu'il existe deux genres comprenant des espèces gonochoriques :

g. *Sycozoa*	g. *Heterostigma*
fam. Polycitoridae	fam. Pyuridae
O. Aplousobranches	O. Stolidobranches
Asc. composées	Asc. simples

Dès à présent il est permis de penser que la découverte d'une Ascidie simple à sexes séparés présente une grande importance vis-à-vis des théories évolutives et des possibilités d'adaptation de ce groupe.

L'abondance des individus de *Heterostigma gonochorica* et leur facilité de récolte pourrait permettre d'entreprendre des études sur le déterminisme du sexe, l'influence des facteurs externes, les variations histochimiques possibles de la glande hyponeurale et de l'endostyle.

Le genre *Heterostigma* avec des espèces hermaphrodites et une espèce gonochorique pourrait aussi servir les études extrêmement modernes de la médecine sur l'apparition et la localisation de la « sex-chromatine », puisqu'il s'agit de Prochordés. De telles études jouent actuellement un rôle dans les recherches sur le cancer.

(1) MILLAR (R. H.). 1960. — Ascidiacea. *Discovery reports* **30**, (1-160).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VII

ÉCOLOGIE

I. — LE MILIEU

1° Le sédiment.

Toutes les Ascidies interstitielles décrites jusqu'à présent vivent dans des sables grossiers ou des graviers fins qui correspondent aux « sables à Amphioxus » en France. Ce sont réellement des sables qui contiennent des *Amphioxus* à Banyuls-sur-Mer, à Roscoff, à Kristineberg et à Espegrend. Ils sont appelés aussi, selon leur nature, sables coquilliers, sables détritiques grossiers.

De toutes façons il sont bien caractérisés par leur aspect et leur granulométrie malgré leurs dénominations diverses. Dans les stations marines, on ignore généralement les emplacements de cette sorte de sédiment. Sa réputation de « milieu pauvre » n'attire ni les zoologistes, ni les écologistes. Cette conception, tout à fait injustifiée en ce qui concerne les animaux de petite taille, provient surtout de l'absence d'animaux macroscopiques.

ASPECT DU FOND

Tous les fonds que nous avons pu observer en plongée libre ou en scaphandre autonome avaient des caractéristiques communes. Ces fonds ont pourtant une composition minéralogique extrêmement différente d'une station à l'autre, puisque le sable peut être constitué presque exclusivement de quartz, de particules de schistes, d'une arène granitique ou d'une accumulation de coquilles brisées avec une proportion presque nulle d'éléments étrangers. Les fonds de sables calcaires non coquilliers sont beaucoup plus rares pour les granulométries qu'exigent les Ascidies interstitielles. La couleur du fund peut donc passer d'un blanc éblouissant au gris presque noir, ou prendre une belle couleur ocre rouge (Terenez).

Mais, bien que les variations de couleur soient généralement l'indice de milieux écologiques différents, le plongeur n'y attache qu'une valeur tout à fait secondaire puisqu'il évolue toujours dans des gris plus ou moins intenses et cherche les animaux qui rompent cette uniformité; son attention sera attirée par d'autres facteurs que la couleur, trop variable selon la profondeur, et c'est pour cette raison que je signale l'unité d'aspect des fonds à Ascidies interstitielles.

Tout d'abord ces fonds sont très rarement inclinés, tout à fait plats le plus souvent. Leur surface paraît lisse. Quand on s'approche suffisamment, on décèle des rides (ripple marks) parallèles, très régulières, plus ou moins hautes, mais dont l'espacement est toujours de même ordre, un peu plus d'un mètre.

Quand un plongeur autonome se tient à proximité d'un fond meuble quelconque, ses palmes soulèvent un tel nuage de particules fines qu'il est obligé de s'élever au-dessus du fond pour avoir une visibilité suffisante.

Source : MNHN, Paris

S'il veut prélever un animal sur ce fond, le seul fait de dégager sa base du sédiment, provoque un tourbillon qui entraîne les particules fines, la visibilité devient alors pratiquement nulle. Au contraire, sur un sable à Ascidies interstitielles, le plongeur peut rester en contact avec le fond, y ramper, ce qui lui permet de déceler de très petits animaux. Aucun nuage vaseux n'apparaît. D'autre part il est facile de prélever une poignée du sédiment et de l'examiner avec attention dans une eau qui reste limpide. Cette propreté du sable, et la limpidité de l'eau à son contact, sont des traits caractéristiques tout à fait constants des milieux à Ascidies interstitielles.

Il est nécessaire de parler aussi d'un facteur peu courant dans les eaux littorales qui apparaît régulièrement ici : l'aspect du sédiment est celui d'un désert. Rien n'y bouge. Il n'y a pas de Mollusques vivants, pas de Crustacés (en particulier de Pagures), aucune Actinie, pas de grandes Polychètes errantes. Les Ophiures y sont très rares, les grandes Holothuries exceptionnelles. Dans la station d'Argelès, des *Amphioxus* seulement sont visibles en eau libre.

La plupart du temps la houle ou des courants sont sensibles sur le fond. Les débris végétaux s'accumulent dans les creux des ripple marks et sont animés d'un balancement, ou bien entraînés lentement d'une ride à l'autre. Mais ces gros débris organiques ne sont présents que dans la zone tout à fait côtière jusqu'à une dizaine de mètres de profondeur, ou dans les chenaux intermattes des herbiers de Posidonies.

Nous n'avons trouvé qu'une seule exception à cet aspect très constant du fond, sur la côte Est de Sicile. Là, *Heterostigma gonochorica* vit à la base du talus de déferlement, très important à cet endroit aussi bien par son extension que par sa pente. Le gravier est plus gros et les cailloutis de taille irrégulière sont roulés pendant les périodes de vent fort. Cette fois la macrofaune est importante en surface, avec des Crustacés, des Polychètes, des Lamellibranches et de très nombreuses Aplysies.

Granulométrie et forme des grains (Pl. VIII, IX, X)

De nombreuses mesures granulométriques ont été effectuées à Banyuls (1) et à Roscoff (2) (3). Nous ne reprendrons pas ici le détail de ces études, mais seulement les constatations qui nous ont amenée à différencier les sables contenant les Ascidies interstitielles de ceux qui n'en contiennent pas. Il faut signaler en premier lieu que la présence de particules de grande taille n'a que peu d'importance. Il est cependant nécessaire que leur abondance ne soit pas trop grande de façon à ce que le sédiment reste meuble.

Par contre, la présence de particules fines joue un très grand rôle dans l'écologie de nos petites Ascidies. Ces animaux sont filtreurs, donc les particules minérales doivent nécessairement avoir une taille supérieure au diamètre du siphon buccal.

---

(1) Monniot (F.), 1962. — Recherches sur les graviers à *Amphioxus* de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, **13**, fasc. 2, (231-322).

(2) Cabioch (L.), 1961. — Étude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. *Cah. biol. mar.*, Roscoff, **2**, 1, (1-40).

(3) Rullier (F.), 1959. — Étude bionomique de l'Aber de Roscoff. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, N.S., **10**, (1-350).

Source : MNHN, Paris

D'autre part la dimension du corps de l'Ascidie nécessite l'existence d'interstices assez grands, non colmatés qui leur permettent une certaine mobilité et favorisent la circulation rapide de l'eau. Cette circulation interstitielle est tout à fait nécessaire pour les Ascidies qui filtrent des quantités d'eau très importantes en peu de temps, phénomène très classique.

Nous avons délimité la taille minimale des grains à la suite de nombreuses mesures, elle se situe environ à 0,1 mm. La granulométrie moyenne est de 2 mm environ. Cette moyenne ne peut donner une idée de la taille des interstices si elle est seule mise en cause. Il est nécessaire de tenir compte aussi de la forme des particules. La granulométrie peut être plus fine pour des particules anguleuses que pour des grains de sable arrondis dont le tassement est plus grand, sans que le volume des interstices en soit réduit pour cela.

Dans un sable donné, la dimension des interstices est très variable. On peut mesurer leur importance en couvrant d'eau le sédiment de façon à remplir toutes les cavités. Puis on assèche le sable en étuve. La différence de poids entre le sable imbibé et le sable sec mesure ainsi la proportion d'eau interstitielle. Ceci donne déjà une idée de la taille des interstices. La mesure directe à travers une paroi de verre permet de calculer la dimension moyenne des espaces libres. On trouve fréquemment des cavités de 1 mm de diamètre, beaucoup ont une taille bien supérieure.

Tassement du sédiment et influence des courants

Le sable qui contient les micro-Ascidies n'est jamais tassé. Les particules minérales sont toujours lamellaires ou anguleuses, jamais exclusivement arrondies. Même pour le sable d'Argelès le plus régulier, les grains qui semblent arrondis à l'œil nu se révèlent anguleux sous la loupe; les formes en languettes ou en lamelles sont seulement moins fréquentes. Le sédiment est extrêmement meuble, non seulement en surface, mais aussi en profondeur jusqu'à 20 cm au moins. Un plongeur y enfonce la main sans difficulté. Le faible tassement est lié à la mobilité du sédiment. Tous ces gros sables propres sont le siège de remaniements constants par la houle ou les courants. Les animaux interstitiels peuvent donc s'y déplacer avec beaucoup plus d'aisance. Le renouvellement de l'eau est plus rapide. Les courants sont assez forts. En dehors de la houle et des courants de marée, il existe des grands courants parallèles aux côtes comme ceux qui se font sentir dans la région de Banyuls, ou encore des courants dus à la morphologie même du littoral, dans les passes entre les îles, aux extrémités des caps, etc.

2° L'eau interstitielle.

L'eau interstitielle est difficile à prélever sur place. Mais il est encore plus problématique de remonter en surface le sable et l'eau, puis d'extraire l'eau. Les différentes opérations dans ce cas sont autant de causes d'erreurs et les résultats ne sont plus valables. Nous avons donc effectué les prélèvements à la seringue (voir F. Monniot, 1962) à 4 cm de profondeur environ. Ces opérations ont été poursuivies en scaphandre autonome en prenant toutes les précautions possibles, l'immobilité de l'opérateur pendant un certain temps pour agiter le moins possible l'eau en surface du sédiment,

Source : MNHN, Paris

le rinçage de la seringue par un premier prélèvement d'eau interstitielle puis une deuxième prise définitive qui reste dans la seringue elle-même et sert au dosage.

Salinité

Nous avons effectué deux sortes de dosages. Nous avons mesuré la chlorinité et la quantité d'oxygène dissous. Les résultats concernant la salinité n'ont montré (à Banyuls) aucune différence sur une même verticale entre l'eau de surface, l'eau juste au-dessus de sédiment et l'eau interstitielle. Nous verrons d'ailleurs plus loin que la salinité ne joue certainement aucun rôle pour des variations de faible amplitude. Des variations équivalentes à celles que l'on observe dans la nature, même à Banyuls où l'hydrologie est très modifiée par de grandes crues périodiques, ne semblent avoir aucune influence sur ces Ascidies.

Oxygène

Les dosages d'oxygène répétés dans les stations méditerranéennes ont permis de vérifier qu'il y avait une nette diminution du taux d'oxygène depuis l'eau de surface jusqu'à l'eau interstitielle. Le pourcentage moyen d'oxygène est de 7,2 mg au litre pour l'eau libre. Pour les prises effectuées à un centimètre au-dessus du sédiment, les valeurs varient de 1,70 mg/l à 7 mg/l. Mais il est nécessaire de préciser que les causes d'erreurs sont très importantes juste au-dessus du sédiment. Malgré la lenteur des prises, l'immobilité relative du plongeur, il se crée forcément un courant d'eau au niveau de la seringue. Il est nécessaire pour la précision du dosage de prélever 20 cm³ environ d'eau à analyser. Cela représente une grande quantité pour les conditions de prélèvement, mais un volume plus faible augmente l'erreur au niveau du dosage. De toutes façons, l'erreur sur les chiffres donnés ci-dessus ne peut être évaluée : mais, si grande soit-elle, les mesures donnent tout de même une précieuse indication. Le pourcentage d'oxygène a nettement diminué par rapport à celui de l'eau de surface.

Dans le sédiment lui-même, l'erreur est moindre. L'effet de l'eau de surface, entraînée dans le sable avec la seringue est limité en appliquant une feuille de papier sur le sédiment avant de piquer l'aiguille dans le sable. Le prélèvement dure dix minutes environ. La mobilité du gravier permet l'arrivée facile de l'eau interstitielle. Des expériences en aquarium avec des colorants ont prouvé que la seringue prélevait bien exclusivement l'eau interstitielle. Les teneurs en oxygène ont cette fois beaucoup diminué. Quand il y a en surface plus de 7 mg/l, environ 5 mg/l sur le sédiment, nous trouvons des valeurs qui varient de 1,5 mg/l à 1,8 mg/l dans les interstices, le chiffre le plus général se situe aux environs de 2,5 mg/l. Toutes ces mesures ont été effectuées pendant la période où les Ascidies sont adultes, en août et septembre et dosées selon la méthode de Winckler (1).

(1) Depuis nos études, un travail très intéressant concernant les méthodes de dosages et les teneurs en oxygène de l'eau interstitielle a été publié dans le « Journal of Animal Ecology ». Cette publication comprend toute une bibliographie sur le sujet. Il s'agit de : Brafield (A. E.), 1964. — The oxygen content of interstitial water in sandy shores. *J. anim. ecol.*, **33**, 1, (97-116).

Source : MNHN, Paris

Matières organiques

Le dosage des matières organiques n'a pas été effectué. Il est possible qu'elles soit assez importantes étant donné l'abondance de micro-organismes vivants dans l'eau interstitielle (très grand nombre de Diatomées, Protozoaires, Bactéries).

3° Caractères physiques externes influant sur le sédiment et son contenu.

La profondeur

Nous avons trouvé jusqu'à présent des Ascidies interstitielles depuis 1 mètres de profondeur jusqu'à 22 mètres en Méditerranée, de 10 à 15 mètres à Roscoff, de 4 à 25 mètres en Scandinavie. Ces chiffres pourraient indiquer un rôle de la profondeur sur l'écologie des Ascidies endopsammiques. En réalité nous n'en croyons rien. La différence de pression ne joue aucun rôle. L'éclairement pourrait devenir un facteur plus important, puisque la luminosité diminue rapidement avec la profondeur, surtout dans les premiers mètres sous la surface. Mais cette supposition est à rejeter puisque dans la région de Banyuls-sur-Mer, on trouve à la fois *Heterostigma fagei* et *Psammostyela delamarei* à 4 mètres de profondeur devant la plage d'Argelès par exemple, alors que ces deux mêmes espèces vivent aussi dans la baie du Troc à quelques kilomètres seulement, mais cette fois à une profondeur de 20 mètres.

Si la limite de profondeur semble fixée à une vingtaine de mètres, elle n'est pas due, à notre sens, à des exigences particulières des animaux. En réalité nous n'avons pu trouver sur les côtes qui ont été prospectées, de graviers coquilliers ou non, situés plus profondément. Il existe des sables qui s'étendent très loin dans l'étage infralittoral, mais tous ceux que nous avons prospectés avaient une granulométrie trop fine ou un pourcentage d'éléments fins trop élevé par rapport aux particules de grosse taille dans les sédiments qui paraissaient grossiers. Il est normal, dans ces conditions, de ne pas trouver la faune recherchée.

La profondeur n'intervient donc pas directement dans l'écologie des Ascidies endopsammiques. Nous espérons trouver un sédiment de type « sable à *Amphioxus* » à plus grande profondeur et y trouver la même sorte d'animaux. Mais le sable grossier doit devenir de plus en plus rare au fur et à mesure que l'on s'éloigne des côtes.

De toutes façons, il est probable que les Ascidies ne dépassent pas l'étage infralittoral, zone où commencent les vases. Cependant, très localement, des éboulis pourraient peut-être constituer un milieu analogue à celui que nous recherchons.

La lumière

La lumière sous quelques centimètres de sédiment peut être considérée comme à peu près nulle. Ce facteur n'influe certainement pas directement sur les Ascidies, que ce soit à 5 ou 20 mètres de profondeur. Par contre, la lumière peut avoir un rôle considérable sur les micro-organismes qui leur

Source : MNHN, Paris

servent de nourriture. Dans les analyses du contenu du tube digestif, nous avons reconnu la présence de nombreuses diatomées et d'algues unicellulaires en même temps que des débris animaux. Ces algues, en partie mobiles, mais surtout entraînées par les courants d'eau interstitielle ont besoin de lumière pour se développer. Il serait intéressant de savoir si les micro-organismes sont ingérés simplement parce que les Ascidies filtrent l'eau qui les contiennent où s'ils constituent réellement leur nourriture. Ceci reste sans réponse actuellement. Plusieurs auteurs ont parlé sans aucune précision d'une nourriture bactérienne des Tuniciers. Cela est extrêmement vraisemblable. Mais nous ne savons pas en réalité quels sont les constituants nutritifs essentiels de nos Ascidies. Les organismes photosynthétiques ne sont probablement pas indispensables, puisque d'autres espèces vivent dans les grands fonds océaniques où ils n'existent pas.

La luminosité pourrait avoir une importance plus grande pour les larves. Mais dans le cas d'Ascidies interstitielles nous ne l'admettrons pas. Des expériences ont montré que les larves sont émises au contact des parents, dans le sable. Même dans le cas où elles seraient amenées en surface accidentellement, leur poids suffirait à les faire retomber sur le fond puisque leurs mouvements sont pratiquement nuls. Il est possible qu'elles aient un léger phototropisme négatif, mais nous n'avons pas pu le mettre en évidence. Si on place dans une coupelle des têtards venant d'être pondus, en ayant soin d'en laisser la moitié à la lumière et l'autre à l'obscurité, on ne constate aucune différence. Les larves grandissent également, en se fixant ou non, mais aucune ne se déplace dans une direction précise. Elles restent immobiles sans excitation. En touchant les têtards avec une aiguille on obtient (si ils sont très jeunes) quelques vibrations, mais sur place, sans orientation.

La température

Tous les Ascidiologues ont prétendu qu'il y avait une influence nette de la température sur les Ascidies en particulier sur leur développement et sur leur répartition.

Pour les Ascidies interstitielles il faut considérer à la fois une action possible sur les adultes, une action sur le développement, une influence sur la répartition géographique.

Dans la région de Banyuls-sur-Mer, les animaux sont adultes en août-septembre. A cette saison la différence de température entre l'eau de surface et l'eau plus profonde est très importante : à 4 mètres on mesure 18 à 20° C, à 20 mètres, 15° seulement, parfois 13°. Or, comme nous l'avons vu pour le paragraphe concernant la profondeur, les *Stylidae* et les *Pyuridae* vivent aussi bien à 1 m qu'à 20 m. Donc une différence de 7° C n'a aucune influence sur le mode de vie des adultes ni sur leur ponte.

En hiver, au contraire, dans les mêmes stations, l'eau de surface est aussi froide que l'eau de profondeur : 10° C à 4 mètres et 10 à 11° C à 20 m. Or, le développement des larves est exactement comparable.

Nous considérerons donc que la température en Méditerranée ne joue pas un rôle très important pour les espèces qui y vivent. Il y a certainement un ralentissement du métabolisme pour des températures décroissantes, ce phénomène est général pour tous les invertébrés (loi de Van't Hoff).

Source : MNHN, Paris

Voyons maintenant ce qui se passe sur les côtes de Scandinavie. Nous retrouverons dans les mers nordiques les mêmes genres qu'en Méditerranée et probablement la même espèce en ce qui concerne *Psammostyela delamarei* (voir le chapitre sur la systématique). Les températures de l'eau en été et en hiver sont cette fois très différentes. L'eau en surface et en été, jusqu'à plusieurs mètres de profondeur, a une température de 10° C en moyenne. En hiver, il arrive que la mer gèle au-dessus du sédiment, la température de l'eau à 20 m descend au-dessous de 0°. Or, le cycle des Ascidies est le même. Nous n'avons pu vérifier si la période de maturité sexuelle était aussi étalée qu'en Méditerranée, mais le fait est très vraisemblable.

En conclusion, nous pouvons dire que même si les différentes parties du cycle annuel n'ont pas exactement la même durée, la température n'a aucune influence sur la morphologie externe ou interne.

Si la température de l'eau peut varier dans de telles proportions sans affecter le mode de vie des Ascidies interstitielles cela nous confirme dans l'idée que, s'il existe des sédiments grossiers et propres à des profondeurs supérieures à celles enregistrées jusqu'à présent, ils peuvent être colonisés par des Ascidies du même type.

II. — OBSERVATIONS ET EXPÉRIMENTATIONS EN AQUARIUM

1° Observation des Ascidies en eau courante dans leur sable d'origine.

Pour conserver en aquarium pendant un certain temps le sable grossier et les Ascidies interstitielles qui y vivent, il est nécessaire de créer un courant dans le sédiment. Nous avons employé des bacs de matière plastique assez grands (50 litres environ) contenant un fond de sable de 5 à 7 centimètres d'épaisseur. Le bac est entièrement rempli d'eau de mer. L'eau courante arrive au fond du bac avec un débit assez fort, et à ses deux extrémités. Le sable ne subit aucun mouvement visible sauf aux points d'arrivée d'eau, dans une zone très limitée.

Des prélèvements réguliers dans ce sable, tous les huit jours environ, montrent que la microfaune survit très bien. L'analyse quantitative n'a pas été effectuée, mais il semble qu'il n'y ait aucune diminution du nombre des animaux. Beaucoup s'y reproduisent.

Pour observer les Ascidies, nous avons récolté des exemplaires adultes ou sur le point de l'être. Nous les avons conservés quelques jours en eau courante mais avec très peu de sable pour obtenir leur extension totale et nous assurer qu'ils n'étaient pas lésés. Pendant ce temps, le sable était préparé dans le bac d'élevage, comme nous venons de l'indiquer. Il est préférable d'effectuer cette opération 15 jours avant d'introduire les Ascidies pour que l'équilibre de la microfaune ait le temps de se réaliser. Le sable doit provenir de la même station que les Ascidies si possible, et ne doit pas être lavé.

On immerge les Ascidies dans le bac d'élevage avec le récipient qui les contient (*Psammostyela delamarei* et *Heterostigma fagei*). L'eau des deux récipients est à la température du laboratoire. En opérant suffisam-

Source : MNHN, Paris

ment lentement, les Ascidies ne se contractent pas. En saisissant le rhizoïde avec une pince fine, il est possible de disposer les animaux à l'endroit voulu. Pour une moitié du bac d'élevage (A) j'ai réparti 5 exemplaires de chaque espèce sur la surface du sable, par rapport à des repères. Avec un peu d'habitude on reconnaît très facilement à l'œil nu les animaux des grains de sable (1), et on distingue les espèces grâce à l'aspect et à la transparence légèrement différente de la tunique. Dans l'autre moitié du bac, 6 exemplaires ont été placés dans des cavités de 0,5 cm de profondeur préparées à l'avance, puis recouverts de sédiment.

Quelques heures plus tard, du côté (A), les Ascidies sont toujours visibles. Il est possible de déceler des contractions de leur corps, mais la hauteur d'eau au-dessus du sable et ses mouvements ne permettent pas une observation précise. On constate cependant que les rhizoïdes ne sont plus dans la position initiale et deux Ascidies sont légèrement déplacées par rapport aux repères.

Un peu plus tard, toujours dans la partie (A), les animaux se distinguent plus difficilement sur le sédiment. Ils ne sont plus posés sur les granules, mais intercalés entre eux : c'est-à-dire qu'ils ne font plus saillie au-dessus de la surface (le sable était préparé de façon à ce que son plan supérieur soit bien régulier).

L'immersion des animaux avait eu lieu le matin. L'après-midi malgré les petites différences signalées, les animaux restaient visibles.

Le soir, l'aspect devient différent. Les Ascidies sont cette fois nettement intercalées dans le sable et occupent une position exactement semblable aux gravillons : elles ont la même taille et se placent dans ce que l'on pourrait déjà appeler un interstice. En effet, les animaux sont légèrement enfoncés par rapport au plan défini par les grains voisins de la surface du sable. A ce moment, il n'est plus possible de distinguer pour un animal les deux siphons en même temps. Au départ, *Psammostyela* et *Heterostigma* étaient disposées de telle sorte que les deux siphons et le rhizoïde formaient un plan parallèle à la surface. Maintenant les positions varient selon les individus.

Le lendemain matin, c'est-à-dire 24 heures environ après avoir disposé les Ascidies sur le sable, deux individus restaient nettement visibles, un troisième pouvait se deviner, son rhizoïde dépassant le sable. Donc sur 10 exemplaires déposés au début dans la partie (A), 4 *Heterostigma* s'étaient enfoncées et 3 *Psammostyela*.

Dans la partie (B) il n'y avait aucun changement visible à la surface du sédiment.

Après 18 heures, il restait seulement un exemplaire de *Psammostyela* en surface.

Nous avons alors recherché avec précautions où se trouvaient les Ascidies par rapport aux repères d'origine. La plupart ont été retrouvées facilement, immédiatement sous la surface du sable, couvertes d'une couche de sédiment d'épaisseur égale à deux particules superposées. Deux exem-

(1) Nous avons choisi le gravier de la station des Elmes (près de Banyuls-sur-Mer) parce que sa granulométrie est très régulière et les grains qui le constituent sont surtout schisteux, donc de couleur foncée. La forme, très anguleuse ou lamellaire, des grains permettait aussi un repérage plus facile des animaux.

Source : MNHN, Paris

plaires étaient enfoncés à 1/2 cm de profondeur. Toutes les Ascidies ont été retrouvées.

Les individus de la partie (B) du bac d'élevage, enfouis au départ, ne semblaient pas avoir changé de place, sauf l'un d'entre eux qui n'a pas été retrouvé. Pour poursuivre l'expérience nous n'avons pas voulu bouleverser l'organisation des particules dans cette région. En réalité, les Ascidies après plusieurs jours étaient orientées différemment, mais elles restaient localisées dans la partie (B) aux environs de 0,5 cm sous la surface du sable.

Cette expérience nous prouve qu'il existe une migration des animaux vers l'intérieur du sable, à partir de la surface. Le bac d'élevage était parcouru d'un courant d'eau qui, à la rigueur, pourrait être responsable des mouvements des Ascidies constatés au début, en surface. Étant donné la rapidité de l'enfouissement des animaux, nous avons pensé que les conditions seraient peu changées en reprenant les mêmes individus, mais en les plaçant cette fois dans un cristallisoir en eau calme. Ce contrôle a été poursuivi sous une couche d'eau plus mince de façon à annuler l'agitation possible des grains de sable par des facteurs externes en assurant une oxygénation tout de même suffisante. L'observation sous la loupe binoculaire devenait possible. Il était cette fois difficile d'empêcher l'élévation de température de l'élevage, mais les animaux provenant de la crique des Elmes, à 7 mètres de profondeur seulement, devaient pouvoir supporter les variations de température.

Nous avons pu observer le mode d'enfoncement entre les particules minérales. Les mouvements des Ascidies débutent par des contractions rythmiques des siphons, plus prononcées pour le siphon cloacal, séparées par des périodes de repos. Les contractions ne sont pas simultanées : il s'agit d'une sorte d'onde, d'amplitude irrégulière qui affecte tout le corps : le siphon buccal se dilate puis se resserre lentement, sans se fermer. Le corps s'élargit alors un peu dans la région buccale mais reste contracté du côté du siphon cloacal. Quand le siphon buccal se resserre, le siphon cloacal s'ouvre brusquement et se referme aussi vite, pendant que le corps à sa base est le siège d'une violente contraction. Après ces deux phases successives qui durent deux secondes environ, commence une période de repos, d'immobilité (ceci est valable pour les deux espèces considérées).

Le sable sur lequel est posée l'Ascidie se trouve très légèrement déplacé par ces mouvements. Les particules sont repoussées dans la phase d'extension de départ et la contraction brusque de l'Ascidie la fait pénétrer dans l'interstice ainsi formé. Il y a un premier enfoncement, faible. Les mouvements se produisent de façon rythmique, toutes les deux ou trois minutes, ou plus suivant les animaux et les conditions externes. Si le sable est suffisamment mobile, à chaque mouvement, l'Ascidie s'enfonit un peu plus. A partir d'un certain moment, l'Ascidie se trouve presque enfermée dans un interstice. Sa mobilité diminue, ses mouvements deviennent moins brusques et moins coordonnés. Les siphons peuvent alors subir des contractions indépendamment l'un de l'autre, le corps reste à demi contracté.

Cette description correspond au cas où l'Ascidie dès le départ est située sur une fente entre deux ou plusieurs granules. Si elle rencontre une résistance plus forte, malgré ses mouvements elle ne pourra commencer à s'enfoncer. Dans ce cas, les siphons très souples, peuvent s'orienter, se courber dans une certaine mesure. Les mouvements persistent et l'animal tourne sur lui-même, change d'orientation et peut progresser de quelques

Source : MNHN, Paris

millimètres. Il est bien rare alors qu'il ne se présente pas un interstice de taille plus ou moins réduite. Dès qu'un des siphons ne rencontre plus de résistance, il s'allonge, agrandissant la cavité qu'il rencontre. Les mouvements redeviennent ceux que nous avons décrits plus haut.

Une fois placée dans un interstice de sa taille, la petite Ascidie se moule sur les parois de la cavité par toute la surface de sa tunique. Cette disposition est obtenue peu à peu grâce à des mouvements péristaltiques qui se succèdent d'un siphon à l'autre. C'est ainsi que peut se réaliser le passage d'un interstice à un autre. Ces mouvements sont lents, et séparés par de longues périodes d'immobilité. Ils ne sont pas véritablement orientés mais plutôt conditionnés par la résistance des grains de sable à la pénétration de l'animal. Après un certain temps, très variable, semble-t-il, les Ascidies interstitielles restent logées dans l'un des interstices traversés. Celui-ci doit répondre à plusieurs conditions : sa taille doit être à peu près égale à celle de l'animal, il est nécessaire que le corps touche les grains de sable. Les siphons dans les positions stables des animaux sont toujours placés en face d'un intervalle entre deux particules (Pl. IV). Enfin la taille des granules au contact de la tunique est importante, assez grande : l'interstice est limité par 4 ou 5 granules au maximum, le plus souvent 3 seulement (fig. 1).

La position du rhizoïde ne semble avoir aucune importance, il peut être droit ou replié. Nous n'avons pu déceler aucun rôle du rhizoïde au cours des mouvements observés. Sa place est déterminée au hasard. Il n'en est peut-être pas de même dans la nature.

Des schémas montrant les positions successives de l'Ascidie par rapport aux graviers ont été publiés dans *Vie et Milieu*, fasc. 2, 1961.

En ce qui concerne *Heterostigma fagei*, la locomotion plus rapide est aidée par la présence de spinules externes sur les deux siphons. Mais le comportement des deux espèces étudiées est tout à fait identique.

Cette locomotion est exceptionnelle chez les Ascidies, et aucun phénomène de ce genre n'a été décrit jusqu'à présent. Il est curieux de remarquer, ici encore, la convergence étonnante entre les adaptations de deux familles systématiquement éloignées (*Styelidae* et *Pyuridae*), à la pénétration dans un milieu aussi particulier que le milieu endopsammique.

2° Influence des conditions écologiques en élevage.

— *La lumière* ne semble pas gêner les Ascidies en aquarium, lorsqu'on les observe hors du sable. En l'absence de stimuli, elles restent en parfaite extension, tout en s'animant de mouvements rythmiques que nous avons décrits plus haut. Un éclairage artificiel violent et brusque provoque leur contraction, mais avec un temps de latence de l'ordre d'une à deux secondes. La lumière, dans ce cas n'est sans doute pas seule en cause, l'échauffement rapide de l'animal est peut-être à l'origine de cette réaction.

Si on laisse une coupelle contenant des Ascidies interstitielles au soleil, celles-ci supportent bien la lumière et s'étendent. L'éclairement ne doit pas être un facteur écologique important.

— *La salinité* à Banyuls, pour l'eau de mer libre atteint environ 38 ‰.

Pour étudier l'influence de la salinité nous avons constitué une série de cristallisoirs contenant le même sédiment, mais dont la salinité de l'eau

Source : MNHN, Paris

variait de 34 ‰ à 42 ‰. Nous avons pris la précaution d'agiter le sable dans chaque cristallisoir pour que l'eau des interstices prenne une salinité égale à celle de l'eau de surface. Nous avons placé dans chaque bac des Ascidies jeunes et adultes (la température de 20° C était à peu près constante).

La survie de la microfaune initiale diminue progressivement dans tous les aquariums, le renouvellement de l'eau n'étant pas possible. Cependant après 15 jours d'expérience, la proportion d'animaux vivants restait étonnante. Bien que nous n'ayons pas effectué d'analyse quantitative de cette microfaune, la salinité ne semble pas intervenir pendant cette période sur le nombre des individus, ou leur comportement, si l'on compare les bacs les uns aux autres.

Pour les Ascidies, aucune différence n'a pu être observée entre les divers cristallisoirs. Le comportement est le même à 34 ‰, 42 ‰, ou à 38 ‰. Nous avons eu la chance d'avoir une mortalité nulle pendant cette période (ce qui est difficile à obtenir dans des conditions normales d'élevage).

Nous admettrons donc que dans la nature, où les variations de salinité sont beaucoup plus faibles que celles de nos élevages, ce facteur n'intervient pas ou peu dans l'écologie des Ascidies interstitielles. La durée de l'expérience était assez courte mais nous ne pouvions la prolonger : sans eau courante la mortalité augmente très rapidement après ce délai, et le développement très rapide des bactéries fausse les résultats.

— *La quantité d'oxygène* nécessaire doit être faible pour obtenir une survie aussi prolongée en eau non renouvelée, comme le montrent les expériences précédentes. Mais le sable et l'eau contenaient leur microflore d'origine. La couche de sédiment dans chaque cristallisoir était mince et les élevages étaient exposés à la lumière. La production d'oxygène par cette microflore doit être importante ; si on garde dans les mêmes conditions le même sable, mais lavé sommairement à l'avance, les bactéries anaérobies apparaissent après deux ou trois jours et envahissent rapidement l'ensemble du récipient. Dans les élevages en eau courante, on n'observe jamais de formations bactériennes importantes, même pour une épaisseur de 10 cm de sable. Par contre, si le sable a été préalablement lavé, même en eau courante, le sédiment noircit et ne peut plus être repeuplé par la microfaune ajoutée. Il s'agit probablement de deux phénomènes combinés; l'action d'une microflore mobile et photosynthétique qui fournit de l'oxygène, et la nutrition bactériophage d'une grande proportion de la microfaune. Ceci à condition que le sable reste meuble. Mais de toutes façons l'activité de la faune interstitielle ne semble pas nécessiter une teneur élevée en oxygène. Au cours de l'analyse des conditions physiques dans le sédiment, nous avons déjà parlé de prélèvement d'eau interstitielle *in situ* dans différentes stations et de la diminution rapide de la teneur en oxygène en profondeur dans le sédiment.

La faible quantité d'oxygène dans l'eau interstitielle et la résistance des Ascidies à ce facteur permettent d'expliquer aussi leur survie dans des récipients en eau non renouvelée et ne contenant même pas de sable, à condition que les colonies bactériennes ne se développent pas trop vite. On pourrait supposer qu'une teneur élevée de l'eau en oxygène serait toxique; il n'en est rien, au moins pendant quelques jours. L'effet de l'oxygène ne peut être étudié que sur plusieurs générations d'Ascidies interstitielles. Ces ions doivent certainement agir davantage sur le sédiment

Source : MNHN, Paris

lui-même en modifiant de nombreux caractères physico-chimiques plutôt que directement sur les animaux.

— *La mobilité du sédiment* est absolument indispensable à la survie des animaux. Nous avons vu plus haut que l'arrivée d'eau devait se produire sous le sable. Si l'apport d'eau courante s'effectue par simple écoulement en surface, d'un côté du bac, et l'évacuation par un siphon à l'extrémité opposée (dispositif normal pour les élevages de gros animaux), la faune planctonique, et celle qui habite sur la surface du sable gardent un mode de vie normal. Par contre, la faune interstitielle meurt très rapidement et les colonies bactériennes, sulfureuses surtout, se développent. Ceci n'est pas dû au manque d'oxygène, puisque nous avons déjà remarqué la faible consommation d'oxygène dans les élevages dont on ne renouvelle pas l'eau. La réorganisation des particules sableuses les unes par rapport aux autres, et le tassement non négligeable de l'ensemble du sédiment sont responsables de la disparition de la faune interstitielle. Ce tassement est encore accentué si l'eau provient d'un robinet en position élevée par rapport à la surface de l'eau dans le bac d'élevage. Les vibrations agissent alors activement, les interstices diminuent rapidement de taille. La microfaune ne peut plus circuler d'une microcavité à une autre, elle n'a même plus la possibilité de monter en surface du sable pour acquérir à la fois l'oxygène nécessaire à son métabolisme, et une nourriture suffisante. La circulation d'eau interstitielle devient pratiquement nulle (la vérification en a été effectuée au moyen de colorants injectés dans le sable). Les animaux meurent sur place, facteur supplémentaire pour que la floraison bactérienne s'accélère.

Si au contraire, l'eau arrive sous le sédiment, la circulation est forcée entre les particules, le tassement ne peut plus atteindre les mêmes proportions. Les animaux, plus libres, aggrandissent eux-mêmes les interstices par leurs mouvements. Les vibrations ont une amplitude bien moins forte que celles qui sont provoquées par la chute d'un filet d'eau. On observe dans ce cas un classement relatif des granules minéraux, en tous cas à la surface du sable où se rassemblent des particules de plus grande taille. Sous la surface le sédiment ne semble pas plus classé qu'à l'origine.

In situ, le plongeur remarque aussi ce phénomène de rassemblement des grains les plus grossiers en surface, puis une couche de composition homogène sur une épaisseur assez grande (ce qui ne veut pas dire que les grains de sable aient une taille égale). Le sable ou le gravier sont très peu tassés, comme nous l'avons déjà dit.

Donc le faible tassement et la mobilité du sable sont essentiels à la survie du type de microfaune qui accompagne les Ascidies interstitielles dans les sédiments grossiers, et au développement de ces Ascidies elles-mêmes. Il est d'ailleurs évident que des animaux de taille relativement élevée ne puissent vivre dans des interstices trop petits ou encore de taille suffisante mais séparés entre eux par des microcavités trop abondantes à travers lesquelles il ne peut y avoir de « migration ».

— *La granulométrie*, liée à la mobilité est un facteur écologique important. Elle conditionne la taille des interstices et l'absence de particules assez fines susceptibles de pénétrer à travers les siphons. Les deux conditions sont liées. Si le pourcentage de particules fines est trop élevé, les interstices laissés par les grains les plus gros sont comblés par des grains plus fins. La porosité devient insuffisante et nous sommes ramenés au cas précédent. Donc le sable doit être grossier. Mais cela ne suffit encore

Source : MNHN, Paris

pas. Il existe des graviers constitués uniquement de grosses particules, mais à travers lesquels circule un faible pourcentage d'argiles. Cette granulométrie à deux maxima très inégaux, ne peut pas convenir aux Ascidies interstitielles. La circulation est active puisque les interstices sont importants, mais elle entraine les très fins granules qui sont absorbés par filtration par les Ascidies et risquent de colmater les tissus internes de l'animal. C'est ce qui arrive à la station du Troc près de Banyuls-sur-Mer à la limite du sédiment favorable. On y trouve des Ascidies dont la branchie est remplie d'une sorte de vase. De nombreux individus sont morts, beaucoup sont en quelque sorte étranglés, avec une partie de branchie qui commence à dégénérer.

S'il ne s'agit plus d'argiles mais de particules sableuses très fines, leur circulation est possible aussi. Mais cette fois l'Ascidie ne les absorbe pas. Ses siphons se ferment et l'animal ne peut plus se nourrir ni respirer (1).

Nous avons essayé de reproduire ces conditions défavorables en élevage. Nous avons mis dans une boite de Petri assez haute une mince couche de sable de granulométrie convenable. Une Ascidie placée sur ce sable s'oriente dans l'interstice après un certain laps de temps, de façon à ce que chaque siphon soit situé en face de l'intervalle entre deux granules. On établit une circulation d'eau horizontale dans la coupelle. L'animal garde son siphon buccal ouvert (en dehors des contractions rythmiques qui le ferment à moitié seulement). Le siphon cloacal, la plupart du temps fermé, expulse l'eau périodiquement et brusquement, à des intervalles réguliers. Dans ces conditions que nous assimilons à des conditions normales, il arrive qu'une particule plus fine, minérale ou organique, soit attirée vers le siphon buccal par le courant d'eau qu'il produit. Dans ce cas, suivant la taille de la particule il se produit, soit une contraction brutale de l'ensemble du corps qui expulse violemment par rejet d'eau buccale la particule venue au contact du siphon, l'Ascidie reprenant ensuite son activité normale, soit la fermeture du siphon cloacal dans un premier temps, le siphon buccal restant ouvert, puis une contraction du corps rapide, mais progressive, partant du siphon cloacal pour atteindre le siphon buccal qui se ferme. L'animal, dans ce cas, reste beaucoup plus longtemps contracté.

Voyons ce qui se passe maintenant si l'on introduit des particules fines dans la circulation d'eau. Si leur nombre n'est pas grand, les phénomènes sont semblables à ceux que nous venons de décrire. Si la fréquence des particules rejetées par les Ascidies augmente, l'animal commence à se déplacer en gardant ses siphons presque fermés. Le déplacement a lieu par mouvements péristaltiques, aidés chez les *Pyuridae* par la présence des spinules sur les siphons. Si l'on augmente encore la quantité de particules de petite taille, on obtient une contraction générale de l'animal qui peut durer de plus en plus longtemps, et finalement entraîner la mort.

On comprend donc aisément que les Ascidies interstitielles ne vivent que dans des sables grossiers très propres.

---

(1) Quelques références à propos du mode de nutrition des Ascidies : Hecht (S.), 1916. — The water current produced by *Ascidia atra* Lesueur. *J. exp. Zool.*, **20**, (429-434).

Mac Ginitie (G. E.), 1939. — The method of feeding of tunicates. *Biol. Bull.*, **77**, (443-447).

Orton (J. H.), 1913. — The ciliary mechanisms on the gill and the mode of feeding in *Amphioxus*, *Ascidians* and *Solenomya lobata*. *J. mar. biol. Ass.* U.K, N.S., **10**, 19.

Source : MNHN, Paris

III. — RECHERCHE RAISONNÉE DES MILIEUX FAVORABLES

RÔLE DE LA FAUNE ASSOCIÉE

Toutes les exigences écologiques que nous venons de voir vont nous permettre de rechercher beaucoup plus facilement les stations qui peuvent abriter des Ascidies interstitielles. On procède alors par élimination. Citons quelques milieux défavorables :

— les sédiments qui contiennent des particules inférieures à 400 μ;
— les sédiments trop grossiers à interstices trop grands, où les Ascidies sont entraînées par les courants d'eau;
— les sédiments grossiers situés en zones calmes et par conséquent peu meubles;
— les sables encombrés de débris d'algues.

Il faut ajouter une condition dont nous n'avons pas parlé jusqu'à présent : les Ascidies interstitielles ne peuvent supporter une émersion prolongée. Contrairement à ce qui se passe pour les Ascidies de grande taille, qui sont parfois susceptibles de rester à sec pendant plusieurs jours, une émersion de cinq minutes suffit à tuer n'importe quelle Ascidie interstitielle. Ceci doit être dû à la faible épaisseur de la tunique, très vascularisée, et d'autre part à la petitesse des animaux qui ne leur permet pas de conserver dans leur cavité branchiale une réserve d'eau suffisante. On ajoutera donc aux milieux défavorables les sédiments qui peuvent émerger.

Il serait pourtant logique de s'attendre à trouver des Ascidies interstitielles dans la zone des marées où les graviers existent fréquemment. Ces sédiments, mêmes s'ils se dessèchent en surface gardent, en effet, une quantité d'eau importante en profondeur. Mais cette eau capillaire est retenue seulement dans le cas où les interstices sont partiellement comblés de particules fines. Nous n'avons en tout cas jamais trouvé d'Ascidies endopsammiques dans la zone des marées. Il est possible aussi que l'agitation due aux vagues soit trop forte pour que ces animaux non fixés et de densité faible ne soient pas entraînés.

Il existe certainement bien d'autres limites à la colonisation des sédiments meubles par les Ascidies, mais l'étude de ce groupe n'est pas encore assez avancée pour pouvoir les déterminer. On peut seulement supposer qu'un rôle important doit être réservé aux facteurs chimiques.

Nous venons de voir les milieux à éliminer. Mais il existe aussi des indices d'habitats favorables. En dehors des aspects physiques du sédiment, il faut considérer aussi l'ensemble de la microfaune qui habite ce milieu. En effet, dans toutes les stations, nous avons retrouvé les mêmes types d'associations, les mêmes types d'organisation, les mêmes pourcentages des groupes les uns par rapport aux autres, généralement les mêmes genres et souvent les mêmes espèces. Donnons quelques exemples :

— les Foraminifères sont en majorité des *Miliolidae*, des *Rotaliidae* et des *Lageniidae* ;
— une petite forme d'Actinie non déterminée est présente partout ;
— les Polychètes sont extrêmement voisines : il s'agit essentiellement de *Microsyllidiens*, de *Glyceridae*, *Lumbrinerinae*, *Pisionidae*, *Opheliidae* et du genre *Ditrupa* ;

Source : MNHN, Paris

- les Archiannélides, *Polygordius*, et *Saccocirrus*, sont constantes. Par contre les *Psammodrilus* sont plus rares ;
- les Opisthobranches sont toujours les mêmes : *Microhedylidae*, *Embletonia*, *Hedylopsis*, *Philine*, *Tenellia*, ainsi que le Prosobranche *Caecum* ;
- les Crustacés : Copépodes, Ostracodes, Isopodes, Anisopodes, Amphipodes, Cumacés ont une morphologie très semblable dans chaque station ;
- les Halacariens appartiennent aux mêmes genres ;
- les *Leptosynapta*, et en particulier *L. minuta*, existent toujours ainsi que *Ophiothrix fragilis* et *Echinocardium flavescens* ;
- enfin l'*Amphioxus* est presque toujours présent.

Donc dans un sable de granulométrie apparemment convenable, une analyse rapide de la microfaune indiquera si le milieu est proche de ceux qui abritent les Ascidies ou s'il est très différent. Ceci n'est évidemment valable que pour les côtes européennes. Mais ce critère est très important et très fidèle. Il est, d'autre part, beaucoup plus facile de faire un inventaire sommaire de la faune que de procéder à toutes les analyses physico-chimiques.

IV. — LES ADAPTATIONS DES ASCIDIES AU MILIEU MÉSOPSAMMIQUE

Caractéristiques des « ASCIDIES INTERSTITIELLES »

Nous venons de voir dans un chapitre antérieur les caractéristiques physico-chimiques des milieux où l'on trouve de petites Ascidies psammiques. Nous avons dénommé ces espèces « *Ascidies interstitielles* », parce qu'elles habitent à l'intérieur du sable, et qu'elles ont une taille suffisamment réduite pour pouvoir vivre dans les interstices. Depuis plusieurs années, la faune mésopsammique a fourni de nombreux sujets d'études. Quelques auteurs ont élaboré une synthèse des critères auxquels répondent à peu près tous les animaux à mode de vie interstitiel, quel que soit le phylum auquel ils appartiennent. Ils sont arrivés ainsi à une sorte de définition.

Les convergences des adaptations morphologiques sont tout à fait remarquables, elles ont permis d'établir une liste de caractères modifiés par rapport à ceux des animaux libres des mêmes groupes. Ces caractères concernent aussi bien la morphologie, l'anatomie, la biologie, que le comportement de la faune mésopsammique.

En ce qui concerne les petites Ascidies de sable, nous allons citer les traits de leurs adaptations en suivant à peu près le plan proposé par Delamare Deboutteville dans son ouvrage sur la « Biologie des eaux souterraines littorales et continentales » (1960). Pour chaque paragraphe, nous citerons les opinions généralement parallèles de Swedmark (1) résumées

(1) Swedmark (B.), 1964. — Marine interstitial fauna of marine Sand. *Biological Reviews*, **39**, (1-42).

Source : MNHN, Paris

dans un article récent (1964). Malgré les répétitions inévitables que nous serons obligée de faire, nous avons jugé utile de comparer les adaptations de nos Ascidies avec celles des animaux considérés comme interstitiels sans contestation possible, par deux des spécialistes européens les plus autorisés dans ce domaine. Les particularités morphologiques et anatomiques ne seront que brièvement citées quand il y a déjà été fait allusion dans le chapitre de systématique. Nous ne parlerons pour l'instant que d'observations directes, sans essais d'interprétation phylogénique ou évolutive, réservant une place spéciale à ces discussions, afin d'avoir le maximum d'arguments possibles pour conclure.

1° Les adaptations morphologiques.

Elles concernent en premier lieu *la taille*. Les animaux dont nous avons donné les descriptions représentent les plus petites Ascidies simples qui existent, puisqu'elles mesurent à l'état adulte de 1 à 4 mm. Normalement en milieu rocheux, les individus appartenant aux mêmes familles mesurent de 1 cm au moins jusqu'à 20 cm et atteignent parfois des tailles énormes. D'après Swedmark « in general, bodies 2-3 mm long mark the average upper size limit in the interstitial fauna ». On peut donc considérer que nos Ascidies entrent dans ces limites, elles vivent d'ailleurs dans des sédiments plus grossiers que ceux envisagés par Delamare Deboutteville ou Swedmark.

Delamare Deboutteville attache une importance particulière à *l'allongement* du corps. Ici le phénomène est peu sensible, les Ascidies de forme générale globuleuse et non segmentées ne se prêtent pas à un allongement comparable à celui des autres groupes zoologiques. Chez *Heterostigma* et *Psammostyela* l'animal en extension prend une forme cylindrique, le corps ovoïde porte sur le même axe les siphons largement ouverts. Cette forme est tout à fait exceptionnelle chez les Ascidiacées où l'on rencontre surtout des espèces sphériques, aplaties sur le substrat ou encore dressées sur des pédoncules. Nous admettrons donc que dans les genres *Psammostyela* et *Heterostigma* (moins chez les *Polycarpa*) l'allongement est bien dû à une convergence avec les formes observées dans les autres phylums (Protozoaires, Cnidaires, Turbellaires, Gastrotriches, Annélides, Crustacés, Échinodermes, Mollusques, etc.).

Swedmark fait remarquer que les formes aplaties sont communes aussi dans le sable; c'est ce qui se produit pour le deuxième ordre d'Ascidies psammiques représenté par les genres *Psammascidia* et *Dextrogaster*. Ils n'ont plus une forme allongée mais plus ou moins circulaire, tellement aplatis latéralement qu'il devient difficile de les trouver quand leur tunique est couverte de grains de sable. Le phénomène est accentué par le choix des particules fixées sur le corps, lamellaires elles aussi, débris de coquilles, plaquettes de micas, de schistes, etc.

Delamare Deboutteville fait allusion ensuite à la dépigmentation des animaux qui vivent enfouis dans les sédiments. « Cette dépigmentation peut être tellement poussée, comme dans le cas des Crustacés, que ces animaux sont totalement transparents lorsqu'ils sont en vie ». Cette remarque s'applique de façon toute particulière aux Ascidies. Les genres *Psammostyela*, *Heterostigma* (sauf *H. separ* dont les siphons sont plus colorés) *Molgula*, *Psammascidia*, *Dextrogaster* sont tout à fait incolores.

Source : MNHN, Paris

En eau libre, au contraire, les Ascidies forment un groupe très pigmenté où les couleurs sont très diversifiées. Prenons quelques exemples dans les familles que nous venons de citer : Les *Styelidae* possèdent des pigments à la fois sur les siphons et le manteau (jaune, rouge, orangé, brun). Rappelons ici la magnifique couleur rouge de l'énorme *Polycarpa aurata* de Nouvelle-Calédonie. Nous avons signalé au cours de la description des espèces du genre *Polycarpa* (*P. pentariza*, *P. arubackae*) une faible coloration rouge des siphons. A la différence de ce qui se passe pour les Ascidies des milieux rocheux, cette coloration est non seulement atténuée, mais diffuse sur toute la surface des siphons : il n'y a pas de disposition pigmentaire définie, pas plus de bandes que de taches. On n'observe pas non plus le liséré plus foncé qui borde souvent les siphons des espèces qui vivent sur le sable : gros *Polycarpa* de sable et *Molgula*.

Les *Pyuridae* constituent la famille la plus vivement colorée. On y rencontre toutes sortes de rouges, jaunes, violets, verts, bruns, etc. Pour les espèces des côtes de France seulement, il suffit de penser aux bandes violettes, ou jaunes, qui marquent les siphons des *Microcosmus*, à la magnifique couleur rouge de la tunique des *Halocynthia*, au manteau rouge de certaines *Pyura* ou aux points jaune et rouge, nets mais plus petits, placés en bordure des siphons du genre *Cratostigma*, qui vit à demi enfoncé dans le sable des mêmes stations que les *Heterostigma*. Pour les *Pyuridae* comme pour les *Styelidae*, il semble bien que la couleur soit d'autant plus vive que l'animal est plus exposé à la lumière (C. Monniot, 1965).

Les *Molgulidae* se répartissent soit sur les substrat rocheux soit sur les sables. Les uns comme les autres possèdent des pigments sur les siphons (appelés « taches oculaires »), ou dans le manteau (siphons et totalité du corps d'un beau rouge vif) chez *Molgula complanata*. Les pigments jaunes sont les plus fréquents.

Parmi les Phlébobranches, les *Ascidiidae*, à tunique beaucoup moins chargée d'éléments étrangers, montrent une grande variété de couleurs; nous nous bornerons à citer quelques exemples très communs : *Ascidia mentula* (rouge), *Ascidiella conchylega* (jaune), *Phallusia fumigata* (noire). Or tous les exemplaires de *Psammascidia* récoltés dans le sable étaient totalement transparents et incolores.

Les *Corellidae* ne sont pas colorées de façon massive comme les *Ascidiidae* mais elles possèdent aussi des pigments; *Corella parallelogramma* a de nombreuses taches rouges ou blanches. *Dextrogaster* qui porte un revêtement sableux est aussi transparente et incolore que *Psammascidia*.

Quelques remarques s'imposent au sujet de cette pigmentation :

1° parmi les Ascidies que nous appellerons « d'eau libre », la coloration diminue avec la profondeur. L'éclairement semble donc jouer un rôle physiologique au moins.

2° ce rôle est confirmé par la répartition des pigments : Chez *Halocynthia* par exemple, les parties exposées à la lumière sont rouge vif, la base est jaunâtre, la partie « à l'ombre » est moins intensément colorée et reste jaunâtre. La plus grande partie des pigments est formée d'éléments pyuriques, qui existent chez toutes les Ascidies. Il est intéressant de remarquer que ces pyurines (produits de déchet) sont éliminées par des organes spécialisés dans certaines familles (rein des Molgulidées, vésicules pariétales des

Source : MNHN, Paris

Phlébobranches). Or ces groupes ont des colorations beaucoup moins intenses que les *Styelidae* ou les *Pyuridae* dont les pyurines restent bloquées dansles tissus (manteau et branchie).

Nos Ascidies interstitielles possèdent des pyurines qui existent chez toutes les Ascidiacées, visibles sous forme de granules blancs dans le manteau et la branchie des *Styelidae* et des *Pyuridae*. Mais les autres colorations font défaut, probablement par manque de lumière, les tissus sont seulement opaques (il faut signaler cependant que cette perte de coloration est peut-être définitive, car des individus élevés pendant plus de 3 mois à la lumière n'ont pas présenté la moindre trace de coloration).

La présence d'une musculature bien développée est aussi un caractère morphologique des formes mésopsammiques. Il est curieux de remarquer l'importance des fibres musculaires dans des groupes où les déplacements ne sont ni très rapides, ni de grande amplitude. Mais la locomotion dans le sable nécessite une spécialisation musculaire : pour la reptation, la fixation aux grains de sable, la résistance aux courants d'eau interstitielle, à l'arrachement par d'autres grains de sable, ou tout simplement pour écarter deux particules afin de passer d'un interstice à un autre. Si l'on admet facilement la nécessité d'une musculature puissante et très spécialisée, sa présence est cependant étonnante. Si l'on pense à la taille très réduite des animaux, la proportion des cellules du corps différenciées en cellules musculaires est énorme, puisque la taille des cellules est sensiblement la même chez les individus endopsammiques comparés aux autres, dans un même groupe. Les Ascidies suivent la même règle. Leurs muscles sont puissants, extrêmement développés au niveau des siphons. Ils couvrent tout le corps chez les *Pyuridae* et les *Styelidae*. Cette musculature est beaucoup plus importante pour ces petites formes que pour les Ascidies fixées. Mais on ne constate pas seulement un accroissement de la masse du réseau musculaire. Sa disposition est bien différente si l'on compare des Ascidies interstitielles à des Ascidies d'eau libre. Prenons quelques exemples. Chez *Psammascidia*, il existe un champ musculaire cloacal tout à fait original pour la famille des *Ascidiidae*, avec des fibres nettes, parallèles entre elles, disposées en faisceaux denses sur une aire très précisément limitée. Chez *Psammostyela*, *Heterostigma*, et à un degré moindre chez *Polycarpa*, la structure des muscles n'est pas celle que l'on trouve habituellement; elle correspond à des mouvements plus variés. Pour une Ascidie fixée, les seules actions musculaires consistent en une rétraction des siphons, généralement simultanée pour les siphons buccal et cloacal, accompagnée d'un gonflement du corps par la pression de l'eau qui s'y trouve enfermée. La réextension de l'animal est passive. Chez les Ascidies interstitielles, au contraire, si la contraction a lieu de la même façon (en dehors d'une coordination des mouvements) l'extension des siphons est active. Un animal décontracté est susceptible d'allonger ses siphons en réduisant leur diamètre. Ceci ne se produit jamais dans les espèces courantes. D'autre part, le corps peut aussi avoir des mouvements propres, indépendants de ceux des siphons et susceptibles d'agir dans une région limitée. Il est possible que ces contractions des fibres musculaires pariétales existent chez d'autres Ascidies, mais elles ne provoquent pas des mouvements visibles extérieurement. Pour les Ascidies psammiques, la tunique est accolée au manteau sur toute sa surface et suit tous ses mouvements. Pour les autres, l'animal subit des déplacements par rapport à sa tunique, il n'y est lixé

Source : MNHN, Paris

que par quelques points bien définis, mais cette tunique ne suit pas les mouvements du corps.

Swedmark voit dans cette adaptation une forme de protection « one form of mechanical protection in fragile organisms is ability to contract ». Le fait est encore accentué par une possibilité de fixation temporaire de grains de sable sur des papilles tunicales, rendues elles aussi mobiles par les contractions et le plissement du corps.

La locomotion et la protection assurées par le revêtement externe du corps sont citées aussi par Delamare Deboutteville qui y attache une égale importance. Les organes adhésifs, fréquents dans les groupes mésopsammiques manquent chez les petites Ascidies adultes. Pourtant, les rhizoïdes courts ou longs terminés par des ampoules vasculaires élargies se collent aux particules par secrétions épithéliales. Elles sont susceptibles de régresser aussi vite qu'elles sont apparues. Leur adhérence n'est pas aussi efficace que celle des ventouses, de griffes ou d'organes bien spécialisés, mais elle est assez forte pour entraîner des grains de sable.

La protection de ces petits organismes ne peut être assurée par une ciliature, une cuticule rigide ou des spicules, mais on remarque que la tunique des Ascidies interstitielles est adaptée à bien des points de vue : elle est plus épaisse que la normale, plus souple, mais garde une grande résistance. Elle est capable de régénérer rapidement après une blessure. La possibilité de fixer à sa surface des particules minérales en fait un revêtement vraiment très protecteur pour la vie dans les interstices.

2° La reproduction.

La réduction du nombre de gonades et du nombre d'œufs semble générale pour les animaux endopsammiques. Delamare Deboutteville insiste sur ce fait, particulièrement net chez les Crustacés. Cette fois on ne peut en dire autant des Tuniciers. Les *Styelidae* ont de nombreux polycarpes, et les têtards envahissent tout le manteau pendant leur période d'incubation. Si les *Pyuridae* ne possèdent qu'une gonade à droite, ce qui représente une réduction pour la famille, le nombre d'œufs est élevé. Les gonades des *Molgulidae*, n'ont rien de particulier par rapport aux animaux fixés. Celles des *Ascidiidae*, *Corellidae*, semblent plus différenciées, par leur forme lobée définie. Delamare Deboutteville dit encore « Dans l'ensemble, les animaux des eaux souterraines littorales semblent se reproduire toute l'année ». Or, la période de ponte des Ascidies est de courte durée (1 mois) elle est annuelle. Swedmark, et avant lui Remane, ont montré aussi que la reproduction s'étale sur toute l'année pour la plupart des espèces du sable, avec une production très faible de gamètes. Le phénomène exactement inverse pour les Ascidies interstitielles est d'autant plus curieux qu'il s'oppose aussi au mode de reproduction le plus commun chez les Ascidies fixées, il est plus proche des *Molgulidae* libres sur le sable.

3° Le développement larvaire.

En ce qui concerne les premiers stades de développement, les Ascidies interstitielles ont acquis exactement les mêmes adaptations que l'ensemble des groupes mésopsammiques. Parallèlement Delamare Deboutteville

Source : MNHN, Paris

et Swedmark citent la réduction des stades larvaires pélagiques, le développement plus direct, et l'acquisition d'une cavité incubatrice. Voyons quelques détails concernant les Ascidies.

Les larves des Ascidies sont normalement pélagiques, la durée de nage du têtard est plus ou moins longue, mais l'existence même de ce têtard avec une queue développée en nageoire est fondamentale pour le groupe. Il n'y a que deux exceptions : les têtards anoures de certaines Molgules et les têtards à queue régressée des Ascidies interstitielles. Cela correspond exactement au résumé de Swedmark de tout ce que l'on connaît dans les formes psammiques : « Among interstitial representatives of such groups of invertebrates as normally have pelagic larvae, we find morphologically or biologically modified larvae in conjunction with a suppression of the pelagic phase in the development cycle » — le développement direct est fréquemment cité par Delamare Deboutteville pour presque tous les groupes. Chez les Ascidies, il n'est pas entièrement direct puisque le stade têtard existe, mais il est réduit. Le têtard n'a plus de structures internes propres chez les *Styelidae* et les *Pyuridae*, mais régresse pour laisser la place aux structures adultes. Ces structures sont directement mises en place et la métamorphose n'est plus représentée que par la disparition de la queue du têtard. Chez les *Ascidiidae* et les *Corellidae* normalement ovipares, les œufs sont conservés un certain temps dans l'oviducte très développé pour les espèces de sable. De plus, comme le remarque Swedmark « the benthic larvae contain more yolk, and are more un wieldy and less active than the corresponding pelagic larvae ». Delamare Deboutteville, de la même façon, parle de « cette tendance au développement direct qui se produit par accroissement du développement embryonnaire au détriment du développement postembryonnaire ».

Enfin la présence d'une cavité incubatrice différenciée, dont nous avons déjà parlé dans la description des *Styelidae* et des *Pyuridae* est un caractère typique des animaux du sable et cela d'autant plus que la viviparité est tout à fait exceptionnelle dans ces deux familles. Swedmark attache un sens particulier à cette incubation, et à la protection des jeunes. Il considère que cela a une grande importance pour éviter la disparition d'une espèce à faible pouvoir de reproduction.

4° Néoténie.

« La néoténie est la propriété qu'ont certains animaux de se reproduire à un stade juvénile. Il semble que ce phénomène soit assez général chez les animaux de la faune interstitielle. Cette néoténie peut d'ailleurs jouer à des niveaux très variés du développement ontogénique et se répercuter de façon inégale sur la morphologie de l'adulte. » (Delamare Deboutteville).

Nous avons déjà parlé à plusieurs reprises de la néoténie des Ascidies interstitielles et nous tenterons de l'expliquer plus loin. Nous n'y reviendrons pas dans ce chapitre. Il suffit de dire que, là encore, les Ascidies s'intègrent parmi les animaux à biologie interstitielle.

5° Léthargie ou enkystement.

C'est le titre d'un paragraphe de l'ouvrage de Delamare Deboutteville qui commence ainsi : « Un certain nombre d'animaux de la faune

Source : MNHN, Paris

interstitielle peuvent avoir des périodes de vie latente ». C'est exactement le cas pour les Ascidies. Cette vie ralentie est accompagnée ou non d'un enkystement. ODHNER signale simplement une rétraction des animaux pour les *Microhedylidae* (Mollusques), tandis que JAGERSTEN décrit l'enkystement des jeunes *Dinophilidae* (Archiannélides). Ce sont les deux seuls groupes, avec les Ascidies interstitielles, qui présentent un arrêt prolongé de développement.

6° Eurythermie et euryhalinité.

Ces deux facteurs démontrés pour l'ensemble de la faune interstitielle ont été réétudiés dans un chapitre antérieur pour les Ascidies. Les animaux supportent les variations de température et de salinité aussi bien que l'ensemble de la faune mésopsammique.

7° Les mouvements.

Décrits plus haut, ces mouvements par leur existence même prouvent une adaptation à la vie interstitielle. Rien de semblable n'est connu chez les Ascidies simples. Les déplacements observés chez certaines colonies d'Ascidies sont dus seulement à l'émission de diverticules vasculaires cutanés d'une mince pellicule tunicale qui se fixent au substrat, puis par leur rétraction, entraînent l'animal. C'est un phénomène que nous avons observé personnellement chez une espèce de *Diplosoma* non déterminée, trouvée dans le sable (1). Les mouvements étaient très rapides, mais sans aucun rapport avec les mouvements dirigés et coordonnés des Ascidies simples. La migration de jeunes *Ciona* par le même moyen d'ampoules vasculaires a été observée à plusieurs reprises par d'anciens auteurs et assimilée à celle des *Diplosoma*. Les déplacements des jeunes *Ciona* ont été réétudiés par CARLISLE en 1961 (2). Les extensions et retraits des ampoules vasculaires existent aussi dans les tout premiers stades (1 à 2 jours) des genres *Psammostyela*, *Polycarpa* et *Heterostigma*. Mais ces prolongements vasculaires, avec leurs sécrétions adhésives disparaissent très vite chez ces animaux, c'est alors que commence la véritable locomotion : extension alternée des siphons, reptation sur le substrat par ondes de contraction, et mouvements de chenilles arpenteuses pour les espèces munies de spinules sur leurs siphons.

Cette locomotion des Ascidies interstitielles est étonnante, car parmi la faune mésopsammique, la mobilité n'est pas un phénomène général. « The great majority of the interstitial animal species are freemoving, but they are also a few semi-sessile or completely sedentary forms » (SWEDMARK).

8° Le thigmotactisme.

Comme l'a très bien décrit DELAMARE DEBOUTTEVILLE (p. 147-148) les animaux ont un comportement désordonné en l'absence de grains de

(1) MONNIOT (F.), 1962. — Recherches sur les graviers Amphioxus de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, **13**, 2, (231-322).

(2) CARLISLE (D. B.). — Locomotory powers of adult ascidians. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 136, 1, (141-146).

Source : MNHN, Paris

sable. Les Ascidies se comportent à la façon de tout autre animal. Une petite *Pyuridae* dans une coupelle, se glisse facilement entre les particules, mais en l'absence de ce sable, elle ne progresse pas sur le verre, roule, et devient rapidement immobile. La description du choix de l'interstice que nous avons donnée plus haut montre que chez les Ascidies, le thigmotactisme doit jouer un rôle de toute première importance. Il intervient aussi dans le mode de nutrition de façon indispensable.

9° La nourriture.

La nutrition des Ascidies est assez peu connue. Ces animaux sont filtreurs, et on a coutume de dire qu'ils absorbent essentiellement des diatomées et des bactéries. Mais les coupes histologiques d'Ascidies interstitielles font apparaître dans le tube digestif des morceaux de cuticule d'arthropodes, des pattes, des soies. Il est probable qu'il n'y a pas une sélection très active : toutes les particules organiques de l'eau interstitielle doivent être filtrées par les Ascidies. On rencontre parfois, ainsi, dans l'estomac, des œufs, toujours de petite taille, et qui ne sont pas des œufs d'autres Ascidies. Ils doivent être digérés, puisqu'on ne les retrouve jamais dans la partie terminale du tube digestif. Swedmark classe les Ascidies interstitielles dans les « Suspension-feeders », et cela correspond bien au contenu digestif de ces animaux.

Les observations que nous avons faites « *in vivo* » montrent de façon certaine que le courant d'eau qui sort du siphon cloacal n'est jamais repris par le siphon buccal, les deux ouvertures correspondant à deux interstices différents, même pour les petites *Polycarpa* dont les siphons ne sont pas opposés. De toutes façons les excréments sont rejetés sous forme de boulettes solides, de taille suffisante pour être refusées à coup sûr à l'entrée du siphon buccal.

10° Convergences.

Il est tout à fait remarquable que les différentes espèces d'Ascidies appartiennent à des familles différentes. Il y a là des convergences anatomiques et biologiques tout à fait exceptionnelles. Il est rare de trouver dans un phylum plusieurs familles adaptées de la même façon à un milieu aussi particulier. Il est nécessaire de signaler cependant une différence entre les deux grandes divisions d'Ascidies simples : Stolidobranches et Phlébobranches. Les premiers sont des animaux mobiles (semi-vagiles) tandis que les seconds sont franchement sédentaires. Cette différence correspond à deux des trois modes d'adaptation à la vie interstitielle cités par Swedmark : animaux libres, semi-sessiles, sédentaires.

11° Conclusion.

Nous avons pris soin d'étudier successivement tous les caractères adaptés cités jusqu'à présent au sujet de la biologie des animaux mésopsammiques. Pour chacun d'eux nous avons vu que les Ascidies trouvées dans le sable présentaient les mêmes tendances, aussi bien pour la morphologie que pour la biologie, le développement des jeunes, la néoténie, le comportement et l'éthologie. Une seule différence est signalée : la période

Source : MNHN, Paris

de reproduction et le nombre d'œufs pondus. Mais ce caractère est lui-même variable dans les groupes considérés depuis très longtemps comme interstitiels. Nous pouvons donc admettre sans réserves que les Ascidies du sable sont bien des « Ascidies interstitielles » et qu'elles représentent un nouveau phylum dans le monde mésopsammique déjà si varié. La présence des Tuniciers parmi la microfaune du sable est d'autant plus intéressante que les Prochordés constituent un phylum très ancien et très peu plastique, dont les grandes directions adaptatives semblaient tout à fait fixées.

V. — PRÉDATEURS ET PARASITES

La quantité d'Ascidies adultes récoltées dans les sables grossiers est très faible dans la plupart des stations par rapport à celle des autres groupes. Sur la côte Ouest de Méditerranée, de Marseille à Banyuls, les milieux favorables ne manquent pas. Cependant, il est souvent nécessaire d'effectuer plusieurs dragages pour obtenir deux ou trois individus adultes en bon état. Par contre, au début de l'hiver, aux mêmes points, il est beaucoup plus facile de trouver les jeunes. Dans un sable reconnu comme favorable, un seul dragage suffit pour obtenir à coup sûr de très jeunes Ascidies : *Psammostyela* et surtout *Heterostigma*.

Nous nous sommes demandé si le nombre réduit d'adultes par rapport au nombre de jeunes n'était pas dû à l'action de prédateurs. Il est fréquent de trouver en été des tuniques vides d'Ascidies interstitielles. Elles sont bien reconnaissables grâce à leurs rhizoïdes et aux siphons qui subsistent souvent. Ces tuniques sont alors peuplées d'Amphipodes de différentes espèces (surtout des jeunes) et de Copépodes Harpacticides. Ces crustacés sont peut-être des prédateurs d'Ascidies, mais nous admettons difficilement cette hypothèse : nous n'avons jamais trouvé en aucune station, d'Ascidie à demi consommée. Quand les crustacés sont présents dans la tunique, il reste tout au plus des lambeaux courts du manteau de l'Ascidie au niveau des siphons. Nous envisageons plutôt une attaque des Amphipodes, puis des Copépodes après la mort de l'Ascidie. La tunique est alors gonflée, beaucoup moins résistante et les tissus internes histolysés. Les produits de la décomposition très rapide de la branchie, du tube digestif et du manteau pourraient attirer la microfaune voisine. Mais on ne peut plus parler dans ce cas de prédateurs.

Pour les larves et les jeunes, il est très probable, au contraire, qu'ils subissent une attaque de nombreux animaux. La tunique des adultes est épaisse, résistante, et surtout, moule complètement la micro-cavité qu'elle occupe : cela assure une protection efficace. Il en est de même pour les jeunes qui ont acquis la morphologie de l'adulte, et qui possèdent très tôt une tunique résistante (stade où les protostigmates se recoupent). Pour les têtards et les larves, pour les œufs des Phlébobranches interstitielles, la question est différente. Beaucoup d'animaux mésopsammiques se nourrissent d'œufs, et ceux des Ascidies de sable ne flottent pas, comme cela se produit dans le cas général, mais restent dans le sable, grâce à leur densité forte. De même les têtards, pendant la très courte période où ils sont libres, sont immobiles, non fixés, ainsi que nous l'avons vu. Ils constituent une proie facile. Les jeunes Ascidies qui ne possèdent encore que deux ou trois

Source : MNHN, Paris

protostigmates ont une tunique développée mais molle, fixée ou non à un grain de sable par des ampoules vasculaires très fragiles. Elles n'occupent pas la totalité d'un interstice. Elles sont à la merci de n'importe quel carnivore. En élevage, elles attirent les Microsyllidiens, et il est probable qu'il en est de même dans la nature. Les Turbellariés, les Némertes, les Nématodes, les Polychètes, les Crustacés (Copépodes, Amphipodes, Isopodes, Décapodes), les Sipunculiens, les Halacariens, les Ophiures, sont susceptibles de se nourrir d'Ascidies jeunes.

Le rôle des prédateurs dans les tout premiers stades de développement est certainement très important, bien qu'il ne puisse être démontré pour l'instant, et cela pour plusieurs raisons :

- Les carnivores constituent la majorité de la microfaune mobile.
- La protection des jeunes stades d'Ascidies est pratiquement nulle.
- Les premiers stades de développement s'ils sont fixés, le sont d'une façon temporaire en étant susceptibles de se libérer rapidement. Mais ils ne sont que très peu mobiles.
- Les jeunes sont beaucoup moins denses que les adultes et le remaniement du sédiment peut les amener près de la surface, là où les prédateurs sont plus nombreux.
- La mortalité entre le stade têtard et l'adulte est énorme chez les Ascidies interstitielles, qui semblent avoir pourtant un taux de reproduction plus élevé que la majorité des autres groupes de la faune du sable, et une adaptation très poussée au mode de vie endopsammique.

Si les prédateurs jouent un rôle important dans la mortalité, ils sont peut-être beaucoup aidés par la flore bactérienne du sédiment. Il est très probable qu'un individu blessé, malgré ses possibilités de régénération rapide, soit attaqué immédiatement par les bactéries. Cette hypothèse n'est pas émise au hasard. Au cours des récoltes, il est fréquent de trouver des déchirures mêmes minimes, envahies par des colonies bactériennes plus ou moins colorées. Ce phénomène s'observe aussi en élevage. Deux cas peuvent alors se présenter : ou l'envahissement bactérien progresse et l'hôte meurt par dégénérescence progressive des tissus à partir du pôle de départ, ou ces bactéries attirent une faunule de microphages qui agrandissent la place.

Mais en dehors de l'attaque externe par les prédateurs, il existe une attaque interne : les Ascidies interstitielles hébergent des Copépodes parasites. Malgré la petite taille de l'hôte, les Copépodes atteignent une taille normale. Habituellement les Ascidies hébergent un plus ou moins grand nombre de Copépodes dans leur branchie. Ces Copépodes n'attaquent pas les tissus de l'Ascidie, ils se nourrissent seulement des particules enrobées par le mucus au cours de la filtration de l'eau, amenées peu à peu vers l'endostyle. De même, les Copépodes Entérocoliens vivent dans le tube digestif en se nourrissant du boudin alimentaire qu'il contient. Une troisième sorte de Copépodes semi-parasites, les Lichomolgides vivent dans la cavité atriale où ils nagent librement.

Les trois sortes de Copépodes ascidicoles se retrouvent chez les Ascidies interstitielles. Les Lichomolgides sont rares, petits. Par contre, les Copépodes de la cavité atriale (*Notodelphyidae*) et ceux du tube digestif (*Enterocolidae*) ont des tailles normales quand ils sont adultes. Peu fréquents chez les

Source : MNHN, Paris

Ascidies interstitielles, ces parasites ont cependant été récoltés à plusieurs reprises. Leur étude a été confiée à C. Monniot. La plupart du temps il s'agit d'individus jeunes ou de taille assez réduite, mais parfois un adulte est également présent. Dans ce cas il occupe la totalité de la cavité branchiale, la branchie elle-même est déchirée. La circulation d'eau à travers les stigmates ne peut être qu'extrêmement réduite et le Copépode fait littéralement éclater l'Ascidie. Comme les jeunes Copépodes sont tout de même fréquents surtout dans les *Pyuridae*, il est très possible que la mortalité des Ascidies soie due, pour une part non négligeable, à l'accroissement de taille du Copépode qui l'habite. La dernière mue de celui-ci surtout, qui le transforme en adulte, traumatise l'Ascidie. Cela est d'autant plus accentué que les femelles sont numériquement beaucoup plus représentées que les mâles, et qu'elles possèdent une cavité incubatrice énorme. La femelle de Copépode adulte est généralement plus grosse que la moyenne de taille de l'espèce d'Ascidie hôte, tunique comprise.

Nous n'avons pas trouvé d'*Enterocolidae* adultes dans le tube digestif.

Nous donnons ci-dessous un tableau des Copépodes parasites avec leurs hôtes respectifs. Il ne semble pas y avoir de spécificité parasitaire.

Ascidies hôtes et stations	*Parasites*
Psammostyela delamarei : Banyuls	*Bonnierilla* sp.
Polycarpa pentarhiza : Banyuls	*Gunenolophorus globularis* Buchholtz, jeunes.
Polycarpa pentarhiza : Roscoff	Lichomolgides.
Polycarpa arnbackae : Kristineberg	très jeunes indéterminables dans la branchie.
Heterostigma fagei : Banyuls	*Bonnierilla* sp. *Gunenolophorus globularis* B., jeunes. Enterocolidés, jeunes.
Heterostigma separ : Roscoff	*Bonnierilla* sp. parasite enkysté (1)
Heterostigma reptans : Espegrend	parasite enkysté.
Molgula hirta : Kristineberg	Lichomolgides.
Dextrogaster succica : Espegrend	très jeune indéterminable.

En dehors des Copépodes, les Ascidies montrent parfois de grandes quantités de ciliés parasites, situés surtout dans le siphon buccal et sur les tentacules coronaux, et parfois, dans la partie antérodorsale de la branchie, côté interne. Ces ciliés sont très solidement fixés sur les tissus de l'hôte. Ils sont beaucoup plus fréquents dans les Ascidies des stations méridionales. Ils existent toujours chez *Heterostigma gonochorica* de Sicile où ils semblent provoquer des déformations des tentacules coronaux au cours de la croissance. Ils existent aussi, mais moins fréquemment, chez *Heterostigma fagei* et *Psammostyela delamarei* à Banyuls mais sont encore abondants dans cette station chez *Polycarpa pentarhiza*. A Roscoff on ne les trouve plus que chez *Polycarpa pentarhiza*, exceptionnellement chez *Heterostigma separ*. Nous n'en avons pas trouvé dans les Phlébobranches. Plus au Nord nous n'avons retrouvé nulle part ces ciliés.

(1) Des kystes à l'intérieur des sinus branchiaux ressemblant à ceux formés par *Gonophysema gullmarensis* Breseiani et Lützen 1960, ont été trouvés dans *H. separ* de Roscoff et *H. reptans* de Bergen. Leur étude est en cours.

Source : MNHN, Paris

QUELQUES RÉFÉRENCES CONCERNANT LES ÉTUDES PHYSICO-CHIMIQUES DES SABLES SUBMERGÉS

Amoureux (L.), 1963. — Étude des teneurs en Oxygène dans les eaux interstitielles de l'Aber de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, **4**, 1, (23-32).

Boaden (P. J. S.), 1962. — Colonisation of graded sand by an interstitial fauna. *Cah. Biol. Mar.*, **3**, (245-248).

Bruce (J. R.), 1928. — Physical factors on the sandy beach. Part. I tidal, climatic and edaphic. Part. II chemical changes carbon dioxide. Concentration and sulphides. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **15**, (535-565).

Callame (B.), 1963. — Le milieu interstitiel dans les sédiments sableux intercotidaux. *Bull. I.O. Monaco*, **60**, n° 1271, (32 p.).

Callame (B.), 1965. — Sur la diffusion des gaz à l'intérieur des sédiments marins. *C.R. Acad. Sci.*, **260**, (1220-1223).

Davant (P.) et Salvat (B.), 1961. — Recherches écologiques sur la microfaune intercotidale du bassin d'Arcachon. I — Le milieu physique. *Vie et Milieu*, **12**, 3, (405-471).

Delamare Deboutteville (C.), 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Vie et Milieu*, suppl., n° 9, (740 p.).

Hedgpeth (J. W.), 1957. — Sandy beaches. *Géol. Soc. America U.S.A.*, **1**, mem. 67, (587-608).

Huus (J.), 1939. — The effect of light on the spawning in Ascidians. *Avh. Norske Vidensk. Akad. Oslo I. Mat. Naturv. Klasse*, n° 8, (1-30).

Huus (J.), 1941. — Effects of physical factors on the spawning in Ascidians. 1 — Temperature limits for spawning — 2 — Temperature and the latent, period. *Avh. Norske Videns Akad. Oslo I. Mat. Naturv. Klasse*, n° 8, (1-13), et n° 9, (1-12).

Massé (H.), 1961. — Note préliminaire sur le peuplement des sables grossiers et fins graviers de l'étage infralittoral aux environs de Marseille. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, **23**, 37, (31-35).

Mast (S. O.), 1921. — Reactions to light in the larvae of the Ascidians *Amaroucium constellatum* and *Amarouciun pellucidum* with special reference to photic orientation. *Journ. Exper. Zool.*, **34**, (149-187).

Monniot (F.), 1962. — Recherches sur les graviers à Amphioxus de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, **13**, 2, (232-322).

Renaud-Debyser (J.), 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas). *Vie et Milieu*, suppl. n° 15, (157 p.), 6 pl.

Renaud-Debyser (J.) et Salvat (B.), 1963. — Éléments de prospérité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie et Milieu*, **14**, 3, (463-550).

Salvat (B.), 1964. — Prospection faunistique en Nouvelle-Calédonie dans le cadre de la Mission d'études des récifs coralliens. *Cah. Pacifique*, n° 6, (77-119).

Sanders (H. L.), 1958. — Benthic studies in Buzzards Bay. I — Animal sediment relationships. *Limn. Oceanogr.*, **3**, 3, (245-258).

Sanders (H. L.), 1960. — Benthic studies in Buzzards Bay. III The structure of the soft bottom community. *Limn. Oceanogr.*, **5**, 3, (138-153).

Sourie (R.), 1957. — Étude écologique des plages de la côte sénégalaise aux environs de Dakar. *Ann. École Sup. Sci. Dakar*, **3**, (1-110).

Thorson (G.), 1964. — Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, **1**, 1, (167-208).

Webb (J. E.), et Hill (M. B.), 1958. — The ecology of Lagos Lagoon. *Phil. Trans. Roy. Soc.* London, ser. B, n° 241, (307-419).

Wieser (W.), 1960. — Benthic studies in Buzzards Bay. II The meiofauna. *Limn. Oceanogr.*, **5**, 2, (121-137).

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VIII

INFLUENCE DU MILIEU SUR LE CYCLE ANNUEL ET LA NÉOTÉNIE DES ASCIDIES ENDOPSAMMIQUES

Après avoir décrit une dizaine d'espèces d'Ascidies interstitielles nous pouvons nous demander quelle peut être l'impression d'ensemble laissée par cette étude. Imaginons l'état d'esprit d'un zoologiste qui se représente facilement une Ascidie normale, vis-à-vis de ce groupe endopsammique encore nouveau, et d'aspect si peu habituel.

I. — LES ASCIDIES INTERSTITIELLES PAR RAPPORT AUX ASCIDIES DES EAUX LIBRES

Je pense que ce qui frappe en premier lieu, est la convergence des habitus et des adaptations réalisées pour coloniser le sable, dans chacun des deux ordres d'Ascidies : d'une part les *Stolidobranchiata* et d'autre part les *Phlebobranchiata*. On se félicite qu'une coupure systématique se justifie par une différence écologique. Mais il faut dépasser la description des espèces prises une à une et comparées d'organe à organe pour qu'un nouveau sujet d'étonnement s'impose : toutes les formes examinées paraissent juvéniles.

Nous avons considéré successivement des *Styelidae*, des *Pyuridae*, des *Molgulidae*. Pour toutes les espèces nous sommes arrivée à résumer leurs principaux caractères en parlant de « néoténie ». Pour les *Ascidiidae*, les *Corellidae*, la conclusion est semblable mais un peu moins nette. Il est remarquable, qu'au-delà de la diversité familiale, un phénomène aussi original soit à ce point constant.

Il faut signaler néanmoins, que chez les autres Ascidies, l'évolution de la branchie continue souvent un peu après l'apparition des gonades, mais jamais on ne rencontre une telle néoténie. Chez les Ascidies interstitielles, ce trait est constant pour toutes les familles, et c'est cela qui est vraiment très curieux.

D'autre part, cette néoténie porte sur la branchie, organe essentiel des Ascidies, mais aussi sur le tube digestif et les gonades elles-mêmes. En effet, la forme des gonades reste toujours très simple, ainsi que les conduits génitaux. La maturation des œufs et l'incubation se font pourtant de façon évoluée. Il existe, dans la plupart des cas, une poche incubatrice différenciée ou des logettes creusées dans la paroi branchiale. On aurait donc pu s'attendre à une complication plus grande de la forme des gonades.

Une remarque s'impose : aucune de ces Ascidies interstitielles qui paraissent étonnantes à première vue, ne présente en réalité de caractère vraiment exceptionnel pour une Ascidie. Il n'y a dans ce groupe aucun trait inédit que l'on ne puisse rencontrer au niveau de la famille, du genre ou de l'espèce. Il y a des réductions d'organes, des dispositions spécifiques, mais on ne décèle jamais l'apparition d'une acquisition nouvelle.

Source : MNHN, Paris

Chaque organe est fonctionnel et utilisé de la même façon par les Ascidies interstitielles et les autres. Mais pour les premières, il semble toujours fonctionner dans la forme la plus simple possible, la plus simple qui existe pour la famille considérée. En somme, tout se passe comme si la croissance était arrêtée dès que l'organe a une fonction suffisante, sans améliorations ou ornementations ultérieures. Le développement lui-même est raccourci, condensé, simplifié.

Finalement **pour chaque famille, l'Ascidie interstitielle représente l'individu jeune de type moyen, qui a acquis des gonades sans grandir, possédant des organes simples, mais typiques.**

II. — LE DÉVELOPPEMENT DES ASCIDIES INTERSTITIELLES EN RELATION AVEC LES CARACTÉRISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DU MILIEU

Remarquons que chaque espèce subit à un stade jeune, un arrêt réel de développement puisque la croissance est très rapide pendant un mois au plus, puis pratiquement stoppée. Lorsqu'elle reprend, les gonades apparaissent. La croissance d'un individu est habituellement un phénomène continu, sauf dans le cas où il existe des formes de résistance, avec des adaptations spéciales. Par exemple chez les *Clavelinidae*, ou de nombreuses autres Ascidies composées, le corps subit une désorganisation totale dans de mauvaises conditions du milieu. La tunique s'épaissit et les tissus se différencient pour se rassembler en une masse uniforme embryonnaire. Cette sorte d'enkystement peut durer pendant plusieurs mois, puis les tissus se réorganisent pour reconstituer une Ascidie de forme normale. Or, on n'a jamais observé de modifications de ce genre pendant une période de l'année pour les Ascidies interstitielles.

Celles-ci se reproduisent pendant un mois environ. Aussi bien pour les premiers têtards pondus que pour les derniers, l'arrêt de croissance se produit exactement au même stade (1). La ponte ayant lieu à la fin de l'été, les conditions hydrologiques de l'eau libre sont différentes pour les premiers embryons pondus et les derniers. Le blocage de la croissance ne peut donc pas être dû uniquement à de mauvaises conditions hydrologiques de surface. Il s'agit certainement d'une action plus complexe qui touche le métabolisme interne. Nous pouvons nous demander alors ce qui provoque ce blocage. Nous envisagerons plusieurs solutions :

1° L'arrêt de croissance pourrait être dû simplement à un manque de place dans les interstices et à une croissance différentielle des tissus

(1) Sabbadin, 1957-1958, a remarqué à propos de plusieurs espèces : *Ciona intestinalis*, *Molgula manhattensis* et *Styela plicata*, un arrêt de croissance pendant l'hiver, les animaux restant bloqués à un stade jeune.

Mais dans ce cas, il précise que le phénomène n'a lieu que pour les derniers têtards pondus, à la fin de la saison de reproduction qui est très longue. Cet auteur attribue la durée du développement des larves tardives à un changement important de la température de l'eau de mer. Les études ont été effectuées à Venise (Italie). Nous verrons plus loin une toute autre interprétation.

Source : MNHN, Paris

internes et de la tunique. Le développement plus rapide de la branchie provoquerait une compression, cette fois d'origine interne. Ceci avait déjà été supposé par Millar, mais nous avons du mal à admettre cette hypothèse pour la raison suivante : il n'est pas rare de trouver dans le corps de ces très petites Ascidies des Copépodes parasites de taille normale. Il en existe chez les jeunes comme chez les adultes, on en trouve même parfois plusieurs (Copépodites et adultes) dans la même Ascidie interstitielle. On ne peut observer dans ces exemplaires parasités aucune réduction d'organes, aucune anomalie, sauf des déchirures de la branchie provoquées par les mouvements des Copépodes. Or, le volume du parasite est parfois égal au 1/3 ou au 1/4 du volume total de l'Ascidie. Le manque de place pour le développement des organes, dû au manque d'élasticité de la tunique, ou au tassement du sable devrait donc se faire sentir; on devrait pouvoir constater une différence dans l'état de développement entre les animaux parasités et ceux qui ne le sont pas, d'autant plus que la croissance de l'Ascidie est extrêmement rapide au moment de l'infestation. Cette différence n'existe pas.

2° Dans une deuxième hypothèse, il pourrait s'agir d'une impasse évolutive. Certains individus ayant appartenu à un archétype ancien, auraient acquis des caractères les menant dans un cul-de-sac, en les empêchant d'évoluer. Ces espèces garderaient des caractères primitifs et coloniseraient des milieux très spécialisés et d'étendues réduites. Elles constitueraient des sortes de « fossiles vivants » dans un milieu limite, impropre à la survie des Ascidies. Il est certain que les Ascidies interstitielles vivent dans des sables ou des graviers agités, dans des conditions difficiles; mais la concurrence est faible, d'où leur possibilité de subsistance. Cette survie est elle-même accompagnée d'adaptations qui constituent une évolution non négligeable, surtout pour un groupe aussi peu plastique que les Tuniciers. Cette théorie de « fossile vivant » devient très discutable dans la mesure où il existe au moins une espèce dans ce cas pour chaque famille et pour chaque type d'organisation des Ascidies. Cette régularité choque un peu, mais la notion de fossile vivant ne doit pas être totalement rejetée. Nous la discuterons dans un chapitre sur l'évolution. En tous cas, elle n'explique pas le blocage du développement, puis sa reprise.

3° On pourrait encore envisager une réduction de taille et une régression généralisée des Ascidies interstitielles, dues à une barrière géographique. Des genres nordiques coloniseraient des milieux de plus en plus particuliers à la limite de leur répartition, en atteignant des eaux plus chaudes; ou au contraire, des animaux tropicaux, ayant à subir des variations saisonnières, prendraient des formes réduites. Ces arguments ne sont pourtant pas à envisager. Les familles et les genres auxquels appartiennent les Ascidies interstitielles sont bien développés dans les mêmes régions et dans des conditions écologiques normales. On peut éliminer sans hésitation le rôle du facteur climatique.

Nous venons d'envisager sans les retenir trois hypothèses pour tenter d'expliquer l'action du milieu sur le blocage de la croissance des Ascidies interstitielles et l'apparition de leur néoténie. Nous exposerons maintenant le raisonnement et les observations qui nous ont conduite à envisager une quatrième hypothèse. Puis nous tenterons d'interpréter à la lumière des faits précis les points restés inexplicables jusqu'à présent.

Source : MNHN, Paris

4° Il reste à étudier l'influence possible de conditions chimiques sur les organes des Ascidies, conditions dues à un milieu très particulier : le milieu endopsammique. Un arrêt du développement pourrait être dû à une action directe du milieu. C'est en un sens un mode d'adaptation, puisque l'animal survit et se reproduit. On peut difficilement invoquer la lumière et la température qui pourraient tout aussi bien agir sur les espèces des milieux rocheux voisins. Pour la même raison, on ne peut parler ni de profondeur, ni de salinité. Il faut donc chercher des conditions différentes pour les Ascidies fixées des milieux voisins, et les Ascidies endopsammiques. Cette différence, bien entendu, est celle qui existe entre l'eau libre et l'eau interstitielle. Ce facteur est d'autant plus important que les animaux envisagés sont filtreurs. De nombreux auteurs ont insisté sur la quantité d'eau de mer énorme qui traverse la branchie d'une Ascidie en très peu de temps. Il devient donc normal qu'une différence même très faible dans la composition de l'eau de mer, influe énormément sur la physiologie des Ascidies. D'autre part, des études sur le sang des Tuniciers ont montré que les Ascidies sont capables d'extraire et d'accumuler des ions, contenus dans l'eau de mer en proportions infimes, et je pense aux célèbres exemples, anciens et modernes du Titane, du Vanadium et du Chrome, mais aussi aux métaux plus communs : Cuivre, Fer, Zinc.

III. — ACTION DES IONS MÉTALLIQUES SUR LES ASCIDIES

La composition de l'eau de mer libre est extrêmement constante, pour une région donnée. Mais il n'en est pas de même quand il s'agit d'eau interstitielle. L'eau de mer a un très grand pouvoir de dissolution, elle peut se charger très facilement en ions métalliques par exemple (il suffit de placer un objet de cuivre dans un aquarium pour qu'une grande quantité d'animaux y meurent). D'autre part, cette dissolution est augmentée dans l'eau interstitielle par l'action très étendue des bactéries. Enfin, dans un sédiment, même très meuble et très bien irrigué, la circulation de l'eau n'est pas très rapide et cela est démontré facilement par les dosages d'oxygène, dont la teneur diminue de moitié environ dans les cinq premiers centimètres de sédiment. L'action chimique peut s'exercer aussi de façon directe, par les catégories de micro-organismes servant à la nutrition des Ascidies endopsammiques qui, eux aussi, habitent le sable et concentrent peut-être particulièrement certains ions.

Des expériences américaines ont montré que les Ascidies sont particulièrement sensibles aux ions métalliques au cours de leur développement. A propos de *Ascidia nigra*, Goodbody déclare : « They are probably actively attracted towards iron, as submerged iron structures, wich are not painted, often have dense growths of this species attached to them. Grave and Nicoll (1910) showed that iron accelerates metamorphosis in *A. nigra* ».

En réalité Goodbody se réfère à des travaux anciens et ne considère qu'un seul métal : le fer. Nous allons voir que d'autres métaux ont un rôle biologique important dans l'eau de mer.

Toute une série d'études ont été effectuées dans ce sens sur plusieurs phylums animaux. Il a été possible, grâce à des dosages de très grande précision, de réaliser des élevages et de démontrer une action très nette

Source : MNHN, Paris

sur la croissance et la survie de divers organismes par l'adjonction d'ions métalliques divers.

La plupart des travaux effectués jusqu'à présent sur l'influence des ions métalliques ont concerné presque exclusivement le cuivre. Les auteurs se sont intéressés à l'action des métaux sur les animaux marins depuis de nombreuses années. Ce sont surtout Chow et Thompson en Amérique qui ont rassemblé toutes les données antérieures à 1951 et contribué à la connaissance de l'effet biologique du cuivre. Jusqu'à une époque tout à fait récente (1965), Bougis a repris ces études sur les larves d'oursins, en faisant varier les proportions de cuivre dans les eaux d'élevage des larves pluteus. Il a pu confirmer les résultats précédents et apporter des données nouvelles.

Une mise au point générale sur l'action du cuivre a été publiée par Bougis (1). Nous jugeons inutile de parler de tous les travaux précédents que l'on peut retrouver dans cet article. Nous préférons citer ici plus longuement les résultats et les conclusions actuelles, en donnant un résumé de cet article, extrêmement important pour nous.

1° Teneur en cuivre des eaux européennes.

Eau de surface de 0,5 à 25 µ g/litre.

Ces valeurs sont données pour des eaux de surface. Dès que l'on mesure la teneur en cuivre à une plus grande profondeur, on obtient des valeurs beaucoup plus élevées. *Des mesures dans l'eau interstitielle du sable de Roscoff à marée basse* en août (Bougis) ont *montré des teneurs en cuivre beaucoup plus élevées que dans l'eau de surface.*

A Plymouth si on a 8,1 µ g/l en surface, à 50 mètres de profondeur la concentration atteint 18,3 µ g/l. En Atlantique nord, les mesures atteignent 30 µ g/l en profondeur.

La mer *Méditerranée* a été très peu étudiée en ce qui concerne le cuivre, des dosages de Bougis à Villefranche-sur-Mer donnent une moyenne de 1 µ g/l. Il existe des variations saisonnières : *à Plymouth, la teneur en cuivre est maximale en hiver*, 20 à 25 µ g/l. elle diminue jusqu'à 10 µ g/l au printemps, *elle est minimale au début d'octobre* avec 1,5 µ g/l.

Chow et Thompson en 1954 ont mesuré la teneur en cuivre de l'eau située immédiatement au-dessus du sédiment : 21,5 µ g/l. A cet endroit les sédiments eux-mêmes contiennent 37 µ g au Kg de cuivre.

Ces auteurs signalent qu'au même endroit l'eau interstitielle atteint cette fois 55 µ g/l. *L'eau interstitielle contiendrait au moins deux fois plus de cuivre que l'eau située immédiatement au-dessus du sédiment, elle même plus riche que l'eau de surface.*

2° État physico-chimique du cuivre dans l'eau de mer.

Il y a trois possibilités : soluble ou ionique, organique ou contenu dans le plancton et les détritus.

3° Organismes marins contenant du cuivre.

(Bougis utilise surtout les travaux de Vinogradov.)

Chez les Tuniciers qui nous intéressent tout particulièrement, le cuivre a été décelé et signalé par de très nombreux auteurs. Malheureusement nous n'avons pas de données quantitatives.

(1) Bougis (P.), 1962. — Le cuivre en écologie marine. *Publ. Staz. zool.* Napoli, **32**, suppl., (497-514).

Source : MNHN, Paris

4° Toxicité du cuivre.

Elle est généralement reconnue puisqu'on utilise depuis très longtemps le cuivre pour protéger les coques des bateaux contre la salissure.

Des expériences plus scientifiques ont été poursuivies sur plusieurs sortes d'animaux.

Pour les espèces les plus sensibles, Bougis *remarque que le seuil de toxicité égale des concentrations que l'on trouve normalement dans l'eau de mer. Le cuivre a donc un rôle important en écologie* marine.

Il serait extrêmement intéressant d'étendre ces études à la faune interstitielle.

En contradiction avec cette toxicité, il faut envisager l'existence de complexants naturels, mais on n'a pas encore réussi à les découvrir dans la nature. Quelques-uns agissent expérimentalement. *La métamorphose des larves est accélérée dans de nombreux cas (Hydraires, Mollusques, Balanes), par une dose élevée de cuivre* dans l'eau de mer. Bougis à Villefranche-sur-Mer a montré que *l'augmentation de la teneur en cuivre de l'eau d'élevage provoque un retard dans la croissance* des larves pluteus d'oursins. Le retard est de plus en plus sensible de 5 à 20 µ g/l.

Enfin, il faut signaler des travaux parallèles poursuivis sur les Ascidies. Bertholf et Mast ont étudié des têtards de *Styela partita* placés pendant 3′ dans de l'eau de mer contenant 126 µ g/l de Cu. *Les têtards se fixent et se métamorphosent de façon accélérée.* Grave obtient les mêmes résultats avec des doses plus élevées sur les espèces : *Amaroucium constellatum, Ascidia nigra, Polyandrocarpa sp.*

Pour les Ascidies, l'action du cuivre est nette et correspond à ce qui se passe pour les autres phylums animaux.

Bougis conclut :

L'eau de mer étant très enrichie en cuivre au niveau des sédiments, le rôle écologique du cuivre est extrêmement important pour la fixation des larves chez les peuplements fixés.

5° Rôle du zinc.

Bougis a montré que le *zinc agit exactement comme le cuivre,* mais la concentration nécessaire pour atteindre le même effet doit être quatre fois plus grande.

On remarquera que l'eau de mer contient normalement quatre fois plus de zinc que de cuivre.

Enfin il faut signaler que *les effets du zinc et du cuivre s'ajoutent.*

Le résumé que nous venons de donner sur les très importants travaux de Bougis pourrait faire croire que, seules, les actions du Cuivre et du Zinc sont fondamentales. Ce n'est certainement pas le cas, ni l'opinion de Bougis lui-même. Tous les métaux sont présents dans l'eau de mer, à des concentrations très diverses. Certains sont extraits électivement par un groupe d'animaux, concentrés pour édifier un système d'oxydo-réducteurs localisés dans le sang ou tout autre tissu (Prenant), ou participer à un mode d'excrétion. Les dosages des corps simples ont été entrepris dans quelques groupes. Mais il y a souvent des difficultés de dosage considérables, et la nécessité de posséder de nombreux individus de la même espèce, d'autant plus nombreux que la taille est plus réduite, ne facilite pas les recherches dans ce domaine.

Source : MNHN, Paris

Nous donnerons une liste forcément incomplète mais déjà longue des éléments minéraux isolés chez les Ascidies. Les métaux sont classés selon leur structure ionique, c'est-à-dire à leur place respective dans la classification périodique des éléments.

Na, Sodium	K, Potassium	Nb, Niobium
		Mo, Molybdène
Mg, Magnésium	Ca, Calcium	Ag, Argent
Al, Aluminium	Ti, Titane	Sn, Étain
Si, Silicium	V, Vanadium	Au, Or
P, Phosphore	Mn, Manganèse	Hg, Mercure
	Fe, Fer	Pb, Plomb
	Cu, Cuivre	
	Zn, Zinc	

Un certain nombre parmi ces métaux ont une importance particulière en biologie. Ce sont ce que l'on appelle les métaux de transition. Ils forment facilement des « complexes » parce qu'ils donnent des ions positifs à couche externe incomplète. Mais nous ne pouvons exposer ici le mode d'action de ces corps, nous les citerons simplement : Ti, V, Mn, Fe, Cu, Zn, Mo. Le cuivre a une importance particulière, il est le seul avec le Chrome à n'avoir qu'un électron sur la couche la plus externe. Nous venons de citer 6 métaux de transition présents chez les Ascidies. Il en existe d'autres qui n'ont pas encore été signalés : le Cr recherché par LEVINE mais il n'a pu être décelé chez les Ascidies, le Co et le Ni. Il est important de remarquer surtout la place privilégiée du Cuivre dans cette liste d'éléments.

La plupart des recherches sur la composition biochimique des Ascidies sont anciennes. Cependant un auteur américain ESTEES P. LEVINE reprend actuellement des études dans ce sens, faisant l'objet d'une thèse malheureusement non encore publiée. Une note préliminaire parue en 1961, donne déjà quelques indications intéressantes bien que le matériel envisagé comprenne essentiellement des Ascidies composées. LEVINE pense aussi que les métaux mis en évidence jusqu'à maintenant ne sont pas les seuls présents chez les Ascidies : elle dit à ce propos « The reports of quantities of manganese in several ascidians, the discovery that individuals of *Molgula manhattensis* may concentrate either vanadium or niobium, and the finding that *Pyura stolonifera* accumulates iron, suggested that other related metal might also be present in ascidians ».

De la même façon, le sang faisait seul l'objet de recherches biochimiques pour les anciens auteurs. LEVINE montre que toute la couche épidermique réagit aux mêmes tests. Elle précise que la tunique à pH très bas (1,5) contient une forte proportion d'acide sulfurique. Cet acide fort peut permettre un grand nombre de réactions s'il se trouve sous une forme ionisée.

Une autre remarque du même auteur nous a paru intéressante : « Ti, V, Nb, Cr, Mn, Fe all belong to the « related metals » class and have a similar number of electrons in the outermost and the next to the outermost shells ». Il est possible que l'action biologique de ces métaux soit fonction de la disposition superficielle de leurs électrons et que cette action soit similaire pour des métaux différents mais de micro-structure proche.

LEVINE semble partager cet avis : « The chemical similarities among at least some of the substances listed suggests the possibility that these

Source : MNHN, Paris

metals may play more or less interchangeable physiological roles ». Il est dommage que Levine ne fasse pas mention du Cuivre et du Zinc. Ces deux metaux, appartiennent à une même catégorie, différente de la précédente et leur rôle similaire a été largement démontré.

Il y aurait là un sujet d'étude très interessant et peut-être une comparaison possible entre les métaux favorables et défavorables au métabolisme des Ascidies.

En dehors des travaux précis qui mettent en évidence l'action indiscutable du Cuivre et du Zinc sur le développement de certains animaux marins, et en particulier les Ascidies, et ceux qui démontrent la présence de metaux divers dans les tissus des Tuniciers, des études purement chimiques ont été poursuivies sur les échanges d'ions et leurs proportions diverses entre l'eau interstitielle et l'eau qui recouvre le sable : Callame 1960-1961.

Enfin des études biochimiques très importantes sont en cours depuis plusieurs années, en ce qui concerne le Vanadium et le Molybdène. Didier Bertrand, à l'institut Pasteur, a réussi à mesurer les proportions de ces éléments dans les tissus de diverses espèces d'ascidies et a constaté l'énorme pourcentage de Vanadium par rapport au poids sec de certains animaux. Ces teneurs très élevées (jusqu'à 6 % du poids sec chez *Ascidia*) sont d'autant plus étonnantes que l'eau de mer environnante contient des doses faibles de cet élément. Il en est de même pour le molybdène. L'intérêt de ces métaux provient de leur intervention dans les réactions enzymatiques. Leur plus ou moins grande abondance dans un organe pourrait provoquer le remplacement du métal intervenant normalement dans une réaction enzymatique par un autre, mais on ne connait pas l'effet biologique de cette substitution chez les Ascidies. La dominance d'un élément sur un autre provoque dans une série de réactions enzymatiques le blocage du premier élément; son remplacement est possible dans une certaine mesure, mais il ne peut être total. On aboutit vite à un effet léthal. On ne sait pas encore dans quels tissus se localise le vanadium chez les Ascidies. Harant prétendait qu'il était contenu dans les cellules sanguines. Une communication personnelle de Monsieur D. Bertrand nous permet de dire qu'il n'en est rien. Des recherches en cours nous permettront peut-être, grâce aux méthodes de dosages modernes, très précises, de pouvoir donner les concentrations existant dans chacun des principaux organes des Tuniciers.

Tous les résultats que nous venons de citer nous autorisent à penser que dans la nature, pour une différence de concentration en ions métalliques (fer, cuivre, zinc, etc.) même faible, entre l'eau au-dessus du sédiment et l'eau interstitielle, le développement des Ascidies peut être modifié. Nous avons vu que l'eau interstitielle est beaucoup plus riche en ions métalliques que l'eau libre. Le rôle des métaux sera d'autant plus grand si les animaux vivent plus enfouis dans le sédiment. Les Ascidies étant des animaux filtreurs, se nourrissent d'animaux ou de végétaux qui vivent dans leur milieu. Dans le cas des Ascidies interstitielles, la nourriture est aussi interstitielle, donc elle-même plus chargée en ions que pour une Ascidie d'eau libre.

Nous avons vu que les eaux littorales sont plus riches en métaux que les eaux du large. Les sédiments grossiers sont essentiellement littoraux, et cela ajoute encore un argument à la proportion exceptionnellement élevée de ceux-ci en cuivre et autres métaux communs.

Source : MNHN, Paris

La toxicité du cuivre et du zinc, ou le blocage de certaines réactions enzymatiques nous fournissent une explication extrêmement simple à l'arrêt du développement que nous avons signalé chez les Ascidies interstitielles européennes. Nous avons cité les variations saisonnières de la teneur de l'eau de mer en cuivre à Plymouth, la proportion minimale se situant au début du mois d'octobre. Ce résultat n'a aucune raison de ne pas être général sur les côtes françaises. Or, cette faible teneur en cuivre correspond justement pour les Ascidies interstitielles à la période d'activité cellulaire intense : croissance très rapide et reproduction. Au contraire, en hiver, la teneur en cuivre est maximale. Cette teneur deviendrait toxique et provoquerait l'arrêt du développement des jeunes que nous avons constaté, justement en hiver. Au printemps, la croissance reprendrait lentement avec la diminution du taux de cuivre dans l'eau. De plus, si on imagine que cette toxicité ne s'exerce pas de la même manière sur les différents organes, si le seuil est différent pour la branchie, le tube digestif et les gonades, la néoténie s'explique. Les gonades subiraient moins l'action du cuivre et du zinc. Enfin l'action des métaux sur la fixation et la métamorphose expliquerait très bien aussi la biologie des têtards, qui, pour les espèces interstitielles, ne nagent pas et effectuent leur métamorphose de façon très accélérée.

Presque tous les caractères qui faisaient l'originalité biologique des Ascidies interstitielles se trouveraient donc expliqués de façon rationnelle. Les convergences entre les formes des diverses familles sont moins étonnantes puisque l'action du milieu joue un rôle essentiel.

Nous verrons ultérieurement que ce raisonnement s'applique aussi en ce qui concerne les Ascidies des grands fonds.

Il serait très intéressant d'entreprendre des séries d'élevages pour vérifier l'influence de ces actions chimiques.

Mais aussi séduisante que soit l'action des ions métalliques, nous ne devons pas encore y attacher trop d'importance pour l'instant. Il est certain qu'une action biologique s'exerce par l'intermédiaire des métaux, mais les expérimentations ne sont pas suffisantes pour une affirmation catégorique. Bien que de nombreux problèmes semblent trouver une solution, il ne faudrait pas considérer un seul facteur intervenant dans l'évolution des Ascidies, phénomène impensable en biologie animale.

QUELQUES RÉFÉRENCES A PROPOS DES IONS MÉTALLIQUES CHEZ LES ASCIDIES

Azema (M.), 1937. — Recherches sur le sang et l'excrétion chez les Ascidies. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, **17**, (1-150).

Azema (M.) et Pied (H.), 1930. — Recherches du Vanadium dans le sang des Ascidies. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **190**, (220-222).

Berrill (N. J.), 1936. — Studies in Tunicate development. V Evolution and classification. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, **226**, (43-70).

Berthold (L. M.) et Mast (S. O.), 1914. — Metamorphosis in the larva of Tunicate *Styela partita*. *Biol. Bull.*, **87**, (166).

Bertrand (D.), 1950. — Survey of contemporary knowledge of biochemistry. 2 — The biogeochemistry of vanadium. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **94**, 7, (407-455).

Source : MNHN, Paris

Bertrand (G.), 1938. — Sur la quantité de Zn contenu dans l'eau de mer. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **207**, (1137-1141).

Bougis (P.), 1959. — Sur l'effet biologique du cuivre en eau de mer. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **249**, (326-328).

Bougis (P.), 1961. — Sur l'effet biologique du zinc en eau de mer. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **253**, (740-741).

Bougis (P.), 1962. — Données sur la teneur en cuivre des eaux de mer littorales des environs de Roscoff en août 1961. *Cahiers de Biologie Marine*, **3**, (317-323).

Bougis (P.), 1962. — Le cuivre en écologie marine. *Pubb. Staz. Zool. Napoli*, **32**, suppl., (497-514).

Bougis (P.), 1965. — Effet du cuivre sur la croissance du Pluteus d'Oursin (*Paracentrotus lividus*). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **260**, (2929-2931).

Califano (L.) et Boeri (E.), 1950. — Studies on haemovanadin III. Some physiological properties of haemovanadin, the vanadium compound of the blood of *Phallusia mamillata* Cuv. *J. Exp. Biol.*, **27**, (253).

Cantacuzene (J.), 1913. — Sur la présence d'une oxydase dans le sang de *Phallusia mamillata*. *C.R. Soc. Biol.*

Cantacuzene (J.) et Tchekirian (A.), 1932. — Sur la présence de vanadium chez certains Tuniciers. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **195**, (846-849).

Carlisle (D. B.), 1958. — I Niobium in Ascidians. II Niobium in sea water. *Nature*, **181**, (933) et (1102-1103).

Chow (T. J.) et Thompson (T. G.), 1954. — Seasonal variation in the concentration of copper in the surface waters of San Juan Channel, Washington. *J. Mar. Res. Sears Foundation*, **13**, (124-138).

Corner (E. D. S.) et Sparrow (B. W.), 1956. — The modes of action of toxic agents. I Observations on the poisoning of certain crustaceans by copper and mercury. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **35**, (531-548).

Endean (R.), 1955. — Studies of the blood and tests of some Australian Ascidians. I The blood of *Pyura stolonifera* (Heller). *Australian J. Mar. Freshw. Res.*, **6**, 1, (35-59).

Endean (R.), 1955. — Studies of the blood and tests of some Australian Ascidians. II The test of *Pyura stolonifera* (Heller). *Australian J. Mar. Freshw. Res.*, **6**, 2, (139-156).

Endean (R.), 1955. — Studies of the blood and tests of some Australian Ascidians. III The formation of the test of *Pyura stolonifera* (Heller). *Australian J. Mar. Freshw. Res.*, **6**, 2, (157-161).

Fischer-Piette (E.), 1960. — Le bios intercotidal d'une côte battue, devant une usine métallurgique. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 1184, **57**, (1-17), 1 pl.

Glaser (O.) et Anslow (G. A.), 1949. — Copper in Ascidian metamorphosis. *J. Exp. Zool.*, **3**, (117-140).

Goldberg (E. D.), Mc Blair (W.) et Taylor (K. M.), 1951. — The uptake of vanadium by tunicates. *Biol. Bull.*, **101**, (84-91).

Goodbody (I.), 1963. — The biology of *Ascidia nigra* (Savigny). II The Development and survival of young Ascidians. *Biol. Bull.*, **124**, (31-44).

Grave (C.), 1941. — Further studies of metamorphosis of Ascidian larvae. *Biol. Bull.*, **81**, (285-287).

George (W. C.), 1939. — A comparative study of the blood of Tunicates. *Quart. J. Micr. Sci.*, **81**, (391-128).

Hecht (S.), 1918. — The physiology of *Ascidia atra* Lesueur. I General physiology. III The blood system. *J. Exp. Zool.*, **25**, (229-259).

Henze (M.), 1911 — 1912 — 1913. — Untersuchungen über das Blut der Ascidien. I, II, III. *Zeitsch. Phys. Chem. Hoppe-Seyler's*, **72**, (494-501); **79**, (215-228); **86**, (340-344).

Source : MNHN, Paris

HENZE (M.), STOUR (R.) et MULLER (R.), 1932. — Ueber das Vanadium Chromogen des Ascidienblutes. *Zeitschr. Phys. Chem.*, **213**, (125-135).

KOBAYASHI (S.), 1935. — Chemical composition of the body fluid of an Ascidian, *Chelyosoma siboja* Oka. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, **2**, (407).

KOBAYASHI (S.), 1935. — Chemical composition of the body fluid of an Ascidian, *Chelyosoma siboja*, Oka, with special reference to its blood system. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, **13**, (25).

KOBAYASHI (S.), 1949. — On the presence of vanadium in certain pacific Ascidians. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, ser. 4 (biol.), **18**, (185-193).

LEVINE (E. P.), 1961. — Occurence of Titanium, Vanadium, Chromium and Sulfuric acid in the Ascidian *Eudistoma ritteri*. *Science*, **133**, n° 3461 (1352-1353).

LYNCH (W. F.), 1955. — Inhibition in metamorphosis of tadpoles of the tunicate *Amaroecium constellatum*. *Biol. Bull.*, **109**, (363).

LYNCH (W. F.), 1956. — Inhibition in metamorphosis of tadpoles of the tunicate. *Amaroecium constellatum*. *Biol. Bull.*, **111**, (308).

LYNCH (W. F.), 1958. — The effect of certain organic compounds and antimitotic agents on metamorphosis of *Bugula* and *Amaroecium* larvae. *J. Exp. Zool.*, **137**, 1, (117-152).

LYNCH (W. F.), 1960. — Problems of the mechanism involved in the metamorphosis of *Bugula* and *Amaroecium* larva. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, **67**, (522-531).

NODDACK (I.) et NODDACK (W.), 1940. — Die Haüfigkeiten der Schwermetallen in Meerestieren. *Arkiv. Zool.*, **32** A, 4, (1-35).

OANA (S.), 1938. — Chemical investigation of deep-sea deposits. III Vanadium, chromium and molybdenum contents of deep-sea deposits. *J. Chem. Soc. Japan*, **59**, (1234-1236).

PORTES (F.) et BENOIT (C.), 1923. — Recherches biochimiques sur deux espèces d'Ascidies *Microcosmus sulcatus* et *Phallusia mammillata* de la région de Cette. *Bull. Soc. Sci. Med. biol., Montpellier*, **4**, (14-22).

PORTES (F.) et BENOIT (C.), 1923. Étude histo-chimique du sang des Ascidies (Application de la méthode de Ross.). *Bull. Soc. Sci. Med. Biol., Montpellier*, **4**, (144-146).

PRENANT (M.) et DUVAL (M.), 1926. — Concentration moléculaire du milieu intérieur d'une Ascidie : *Ascidia mentula* Müll. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **182**, (96-98).

RAPKINE (L.) et DAMBOVICEANU (A.), 1925. — Sur le pH intérieur de certains éléments du sang et de la tunique chez *Ascidia mentula*. *C.R. Soc. Biol.*, **93**, (1427-1429).

ROBENSTON (J. D.) et WEBB (D. A.), 1939. — The micro-estimation of sodium, potassium, calcium, magnesium, chloride and sulphate in sea water and the body fluids of marine animals. *J. Exp. Biol.*, **16**, (155).

SABBADIN (A.), 1957. — Il ciclo biologico di *Ciona intestinalis* (L.) do *Molgula manhattensis* (De Kay) e *Styela plicata* (Lesueur) nella Laguna Veneta. *Arch. Oceanogr. Limnol. Venezia*, **11**, (1-28).

SABBADIN (A.), 1958. — Sur les caractéristiques du cycle biologique de quelques Ascidies dans la lagune de Venise en rapport avec le régime thermique. *Comm. Intern. Explor. Sci. Medit.*, Rapp. 14, (577-581).

VINOGRADOV (A. P.), 1931. — Distribution of Vanadium in organisms. *C.R. Acad. Sci. U.R.S.S.*, **3**, (454-459).

VINOGRADOV (A. P.), 1953. — The elementary chemical composition of marine organisms. *Mem. Sears foundation Mar. Res.*, **2**, (647 p.).

VISSCHER (A. P.), 1927. — Nature and extent of fouling of ship's bottoms. *Bull. U.S. Bur. Fisheries*, **43**, (193-258).

WEBB (D. A.), 1939. — Observations on the blood of certain Ascidians with special reference to the biochemistry of Vanadium. *J. Exp. Biol.*, **16**, (499-523).

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

CHAPITRE IX

CONVERGENCES ENTRE LES ASCIDIES INTERSTITIELLES ET QUELQUES ASCIDIES DES GRANDS FONDS OCÉANIQUES

Nous avons déjà parlé de la bibliographie nécessaire pour la comparaison des espèces interstitielles, aux espèces décrites. Nous avons en même temps prêté une attention particulière aux genres aberrants de la littérature. Bien entendu nous ne parlons toujours que d'Ascidies simples.

Au cours de nos lectures successives, nous avons appris l'existence d'animaux d'habitus parfois très semblables à ceux que nous trouvions nous même. Nous avons été tout particulièrement frappée par les travaux effectués par les grandes expéditions, ceux de MILLAR surtout, qui décrivent les Ascidies récoltées dans les grands fonds océaniques au-dessous de 2 000 ou 3 000 mètres et jusqu'à plus de 6 000 mètres de profondeur. La biologie de ces Ascidies des grands fonds était évidemment très attirante, mais aussi la variété de leurs adaptations morphologiques. Habituée à porter une attention toute particulière aux petites espèces, au cours de la lecture de ces travaux, nous avons remarqué une division nette des Ascidies des grands fonds en deux groupes : de grandes espèces de l'ordre du centimètre et plus, et de plus petites, de taille parfois très inférieure au centimètre. Cette distinction n'apparaît évidemment pas dans les descriptions et les listes d'espèces publiées par les grandes expéditions. Elle n'apparait pas non plus dans les chapitres qui concernent leur répartition géographique ou les conditions écologiques où elles vivent. Pour nous cependant, la différence entre les deux catégories de taille va prendre une toute autre signification. La petitesse de quelques espèces (par exemple *Dicarpa simplex* Millar 1955, ou *Dicarpa pacifica* Millar 1961, ou bien encore *Cnemidocarpa platybranchia* Millar 1955) a tout d'abord attiré notre attention. Il n'est pas du tout question pour nous de considérer comme interstitielles ces espèces des grands fonds qui vivent dans la vase. Pourtant une comparaison s'impose. La réduction de taille n'est pas seule en cause dans les ressemblances entre les petites formes des deux milieux. Pour les formes de sable comme pour les animaux de fines vases profondes, nous ne considérons que des Ascidies simples. Les Ascidies composées sont rares à grande profondeur. MILLAR avait déjà remarqué ce caractère en 1955, dans son étude de la collection rapportée par l'expédition suédoise : « A high proportion of the species of abyssal ascidians are simple forms and a low proportion compound. The collection made by the Swedish Deep-sea Expedition contains no compound ascidians, a result which confirms the view that the simple forms are better adapted tu abyssal conditions ».

Les Ascidies simples de très petite taille ont des habitus extrêmement proches les uns des autres. J'ai donc repris systématiquement tous les ouvrages se rapportant aux Ascidies des grands fonds (1). J'ai retrouvé

(1) Voir la bibliographie en fin de chapitre.

Source : MNHN, Paris

à peu pres exactement les mêmes types d'organisation externe pour les animaux des sables et pour ceux des vases (il ne s'agit ici évidemment que des petites espèces). Par exemple, chez *Dicarpa simplex* nous avons un animal de deux millimètres environ, dont les siphons sont opposés, situés aux extrémités du corps, qui possède un long rhizoïde de 6 mm environ

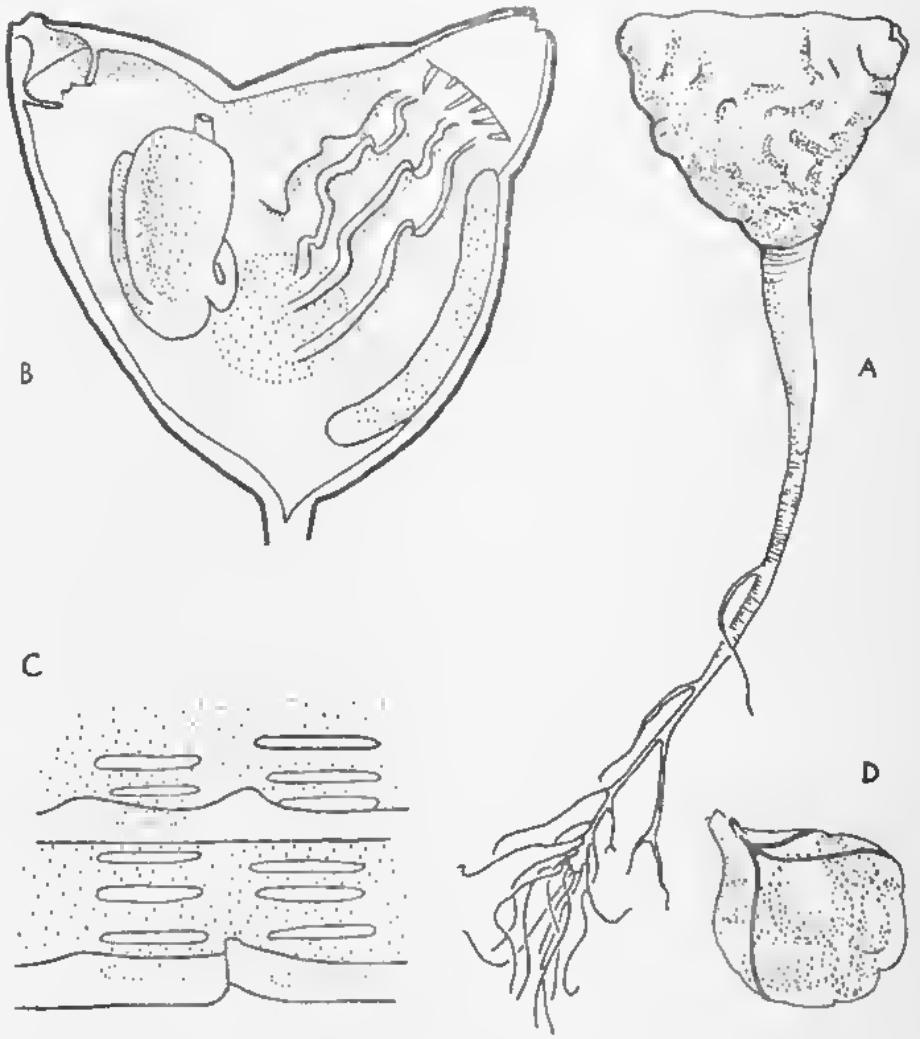


Fig. 35. — *Dicarpa simplex* Millar 1955 : A, spécimen entier; B, individu dont la partie droite a été enlevée; C, détail de la branchie; D, gonade. (D'après Millar 1955).

inséré au milieu de la face ventrale (fig. 35). Cette forme est tout à fait comparable à ce que nous avons décrit dans les genres interstitiels *Psammostyela* et *Heterostigma*.

Pour *Dicarpa pacifica* (fig. 36), *Cnemidobranchia platybranchia* (fig. 37, A) *Hemistyela pilosa*, nous n'avons plus un fin pédoncule, mais une série de rhizoïdes, denses ou plus ou moins espacés, en bouquets ou en couronnes,

Source : MNHN, Paris

des siphons un peu plus rapprochés l'un de l'autre. Ces habitus font penser immédiatement à nos espèces du genre *Polycarpa*. Le corps a une tunique ferme, souvent couverte de débris divers, ce qui constitue une ressemblance supplémentaire. Par contre, les siphons sont toujours nus, pour les formes de sable, comme pour celles de vase.

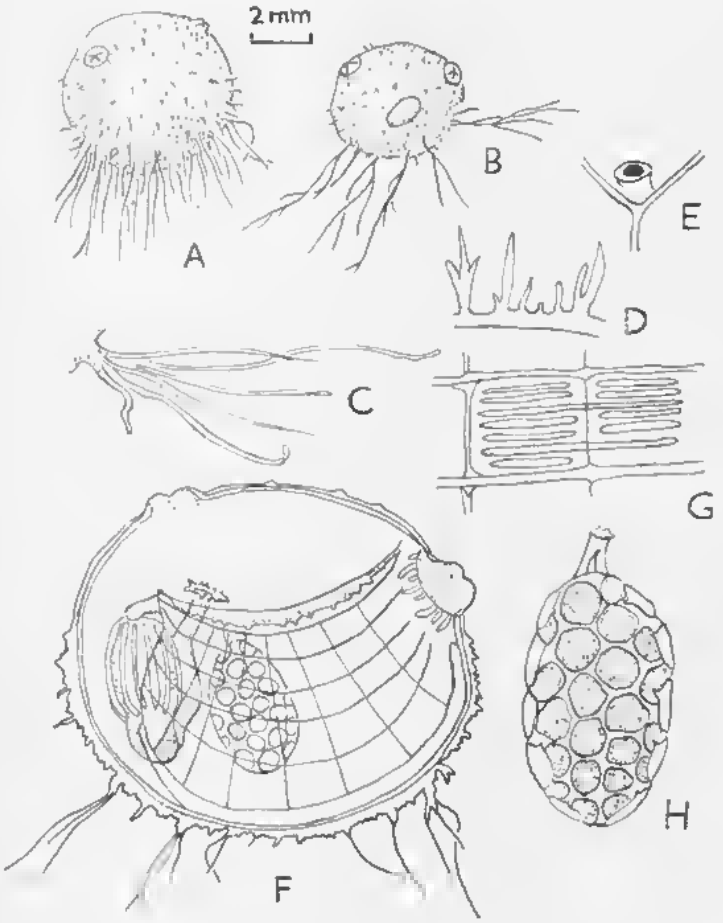


FIG. 36. — *Dicarpa pacifia* Millar 1964 : A et B, habitus; C, rhizoïde; D, tentacules atriaux d'un spécimen; E, tubercule vibratile; F, partie gauche de l'animal; G, détail de la branchie; H, gonade. (D'après MILLAR 1964).

Chez *Bathystyeloïdes enderbyanus*, une espèce beaucoup plus ancienne, puisqu'elle a été décrite par MICHAELSEN en 1904, les siphons sont aussi opposés, l'animal est couvert d'un chevelu de rhizoïdes. Cette forme ressemble aussi bien aux petits *Polycarpa* de sable qu'à la *Molgula hirta* décrite plus haut.

Les Phlébobranches de petite taille sont aussi représentees dans les grands fonds ; je pense particulièrement à deux espèces : *Agnesia depressa* Millar 1955 (fig. 37, B) et *Abyssascidia pediculata* Sluiter 1904. Mais en

Source : MNHN, Paris

profondeur comme dans le sable, les Phlébobranches ne présentent pas une morphologie externe beaucoup plus caractéristique pour les espèces de petite taille libres, que pour les espèces de grande taille fixées.

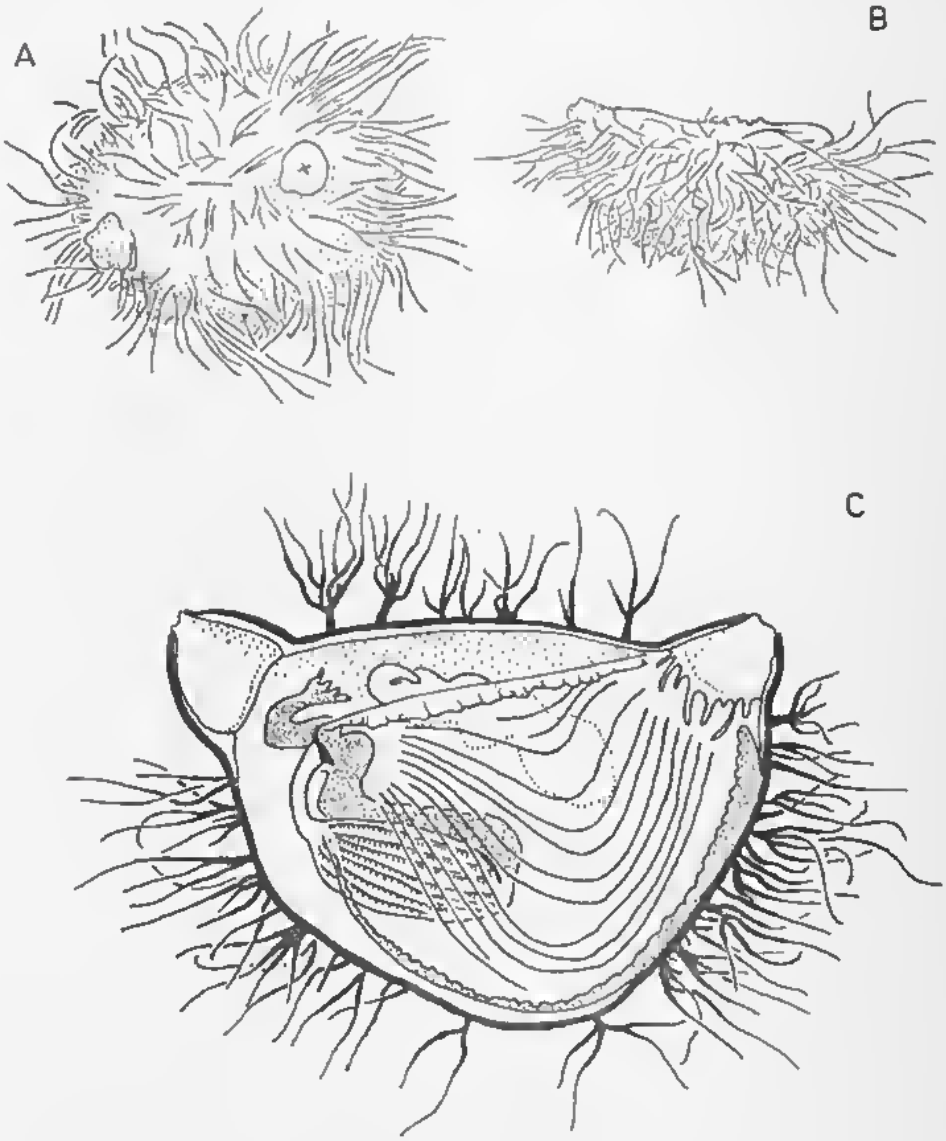


FIG. 37. — A, *Cnemidocarpa platybranchia* Millar 1955.
B, *Aqnesia depressa* Millar 1955.
C, *Bathystyeloides atlantica* Millar 1955.
(D'après MILLAR 1955).

En ne parlant toujours que de l'habitus, les grandes espèces de profondeurs sont beaucoup plus variées de forme et beaucoup plus aberrantes que les formes naines; elles possèdent, soit d'immenses prolongements les soulevant au-dessus du fond (*g. Culeolus* Herdman 1881) et des siphons

Source : MNHN, Paris

rapprochés sur la face dorsale, ou encore de grandes expansions tunicales qui bordent les siphons : disposées en ailes chez *Dicopia fimbriata* Sluiter 1904; étirées en lambeaux multiples chez *Octacnemus bythius* Moseley 1876; lobées et épaissies le long d'une fente chez *Hexacrobylus indicus* Oka. Pour *Plerygascidia mirabilis* Sluiter, les orifices sont couverts d'une sorte de cupule membraneuse, formant casque.

Au contraire, pour les petites espèces la forme est toujours ramassée, arrondie, et sans expansions autres que les rhizoïdes. Les siphons, en particulier, sont toujours simples et assez courts.

Voyons maintenant comment se présente l'organisation interne des formes naines des grands fonds. Certaines convergences nous ont, là encore, laissée un peu étonnée, et cela d'autant plus que les caractères les plus proches les uns des autres pour les animaux des deux milieux sont justement ceux auxquels on avait attribué le plus d'importance dans le chapitre systématique des Ascidies endopsammiques littorales. Voyons quelques exemples : les siphons dans les petites espèces de vase sont écartés, et toute la morphologie interne s'en trouve modifiée. C'est surtout le tube digestif qui est concerné en premier lieu. L'estomac se trouve placé dans la partie tout à fait postérieure de la branchie, on pourrait presque dire : sous la branchie. Au lieu d'avoir la forme d'un S, la plus commune chez les Ascidies, il a souvent la forme d'une simple boucle disposée de telle sorte que la partie terminale de l'intestin, le rectum, atteint directement le siphon cloacal. De toutes façons, la boucle intestinale est très basse (*Dicarpa simplex*, *Dicarpa pacifica*, *Cnemidocarpa platybranchia*, *Cnemidocarpa bathyphila*, *Bathystyeloïdes enderbyanus*, *Hemistyela pilosa*, etc.).

L'estomac reste simple, typique de la famille à laquelle appartient l'Ascidie. Il faut signaler ici que presque toutes les petites Stolidobranches des fonds océaniques appartiennent à la famille des *Styelidae*. Or, dans cette famille, le tube digestif est très peu susceptible de variations. Il existe cependant une exception pour *Hemistyela pilosa* Millar 1955, qui possède sur l'estomac des sortes de papilles rappelant un peu celles des *Pyuridae*. Cette espèce est d'ailleurs considérée par Millar comme pouvant être un intermédiaire entre les *Styelidae* et les *Pyuridae*. En dehors des papilles dont nous venons de parler elle possède un raphé en languettes, une gonade de chaque côté, mais la gonade gauche placée sur l'estomac n'a aucune trace d'endocarpes. Cette espèce est de toutes façons très primitive.

Il est dommage que les auteurs qui ont décrit les Ascidies de profondeur n'aient jamais parlé des tissus conjonctifs. Il serait très intéressant de savoir s'ils sont aussi bien représentés que chez les Ascidies interstitielles. Le rôle de ces tissus n'est certainement par le rôle habituel d'emballage qu'on leur attribue puisqu'il occupe un volume important dans des individus extrêmement petits, déjà très comprimés dans leur tunique (1).

Chez les Ascidies des grands fonds la branchie devient soit très simplifiée, soit aberrante. On constate, soit une réduction du nombre de plis branchiaux [*Polycarpa albatrossi* (Van Name) 1912], soit leur suppression complète (*Cnemidocarpa platybranchia*, g. *Dicarpa*). Les stigmates eux-mêmes sont simples ou transverses (g. *Bathystyeloïdes*).

(1) Pour les Ascidies des grands fonds provenant de l'expédition américaine : « ATLANTIS II » que nous venons de recevoir, l'importance du tissu conjonctif confirme notre hypothèse.

Source : MNHN, Paris

Très souvent, il y a aussi une simplification chez les Phlebobranches, par exemple des stigmates spiralés de quelques tours seulement chez *Agnesia depressa* Millar 1955, des papilles en languettes régulières chez *Abyssascidia pediculata*.

Il y a des simplifications plus étonnantes encore; par exemple chez *Cnemidocarpa bythia* (Herdman) 1882, le raphé est resté à l'état de languettes isolées. Nous avons vu que ces languettes représentent le stade jeune et primitif du raphé au cours du développement du genre *Heterostigma*. Il en est peut-être de même chez les *Styelidae*, mais nous n'avons pas réussi à le démontrer.

Les organes sexuels sont aussi atteints par cette simplification générale : la plupart du temps il n'y a plus qu'une gonade de chaque côté (g. *Dicarpa*, *Cnemidocarpa platybranchia*, *C. bythia*, *C. bathyphila*, *Hemistyela pilosa*, *Bathystyeloïdes enderbyanus*) ou un nombre réduit de polycarpes (3 à droite et 2 à gauche chez *Polycarpa albatrossi*).

En conclusion, la simplification générale des organes est commune aux espèces vivant dans le sable littoral et aux espèces situées au niveau de la vase des grands fonds, jusque dans les caractères les plus variables, les tentacules par exemple, très peu nombreux dans les deux cas, tubercule vibratile en bouton arrondi, les endocarpes très peu développés.

A un premier degré nous avions attribué les ressemblances des espèces psammiques entre elles, de familles pourtant différentes, à une adaptation, dans une direction donnée, à un milieu très caractérisé et très constant. Ce milieu est si bien défini et si isolé parmi les autres sédiments qu'il nous semblait pouvoir abriter seulement les espèces capables de s'adapter dans un seul sens, quelle que soit leur position systématique. Pour les Stolidobranches on considère alors les modifications suivantes : allongement du corps, croissance de rhizoïdes, simplifications internes et néoténie, condensation du développement. Pour les Phlébobranches, la fixation s'effectue non plus sur un support unique par toute une face du corps mais par de multiples points, fixation faible, adaptée à un milieu très fragmenté. L'organisation interne est aussi juvénile, mais la présence d'un début d'incubation est certaine. Tout se résume pour ces deux ordres et dans le milieu interstitiel, à une néoténie, comme nous l'avons déjà vu dans un chapitre antérieur.

Observons maintenant ce qui se passe dans les vases des grands fonds, extrêmement fines et toutes en eau peu renouvelée. Cette fois les animaux ne vivent certainement pas dans le sédiment, mais à sa surface (une sorte de preuve nous en est donnée puisque personne n'a jamais signalé la présence de vase dans le tube digestif ou la branchie). Pourtant on constate pour les petites formes, le même écartement des siphons, le même développement de rhizoïdes, la simplification de l'anatomie interne. Ici aussi la branchie paraît juvénile ou aberrante.

Ces animaux, géographiquement très éloignés présentent des convergences remarquables, bien qu'ils peuplent des milieux meubles il est vrai, mais très différents. Les adaptations réalisées dans le même sens, ont la même « efficacité ». C'est à dessein que j'emploie ce dernier terme. Nous avons déjà discuté des avantages que représentent les dispositions anatomiques des Ascidies interstitielles pour le mode de vie endopsammique. Voyons si cette morphologie similaire des Ascidies des grands fonds possède le même intérêt ou s'il s'agit d'une phylogénie commune, ou tout

Source : MNHN, Paris

simplement d'un hasard. Malheureusement, ce genre de discussion devient très difficile si l'on pense que les deux groupes ont été extrêmement peu étudiés. Les Ascidies interstitielles sont de découverte très récente et elles n'ont été récoltées jusqu'à présent qu'en Europe. Pour les Ascidies des grands fonds, leur répartition est actuellement plus étendue, mais elles n'ont été rapportées que par les grandes expéditions, dont le nombre est réduit. Ces expéditions suivaient un parcours défini et leurs prélèvements sont sporadiques par rapport à la surface de sédiment habitable. Il est d'ailleurs remarquable de constater que dans chaque compte rendu publié, le pourcentage d'espèces nouvelles est très élevé par rapport au nombre d'espèces déterminées.

Des études physicochimiques poussées des conditions de vie dans les grands fonds sont actuellement en cours. Il a déjà été démontré que les interactions ioniques avaient une importance considérable à grande profondeur, dans la zone de dépôt des micro-organismes, radiolaires, globigérines, etc... Cette zone est le siège d'une activité chimique intense. Les articles de vulgarisation sur ce sujet se sont eux-mêmes multipliés; ils ont cité le phénomène curieux des accumulations de nodules de manganèse *formés par attractions* ioniques, *qui avaient été récoltés par l'expédition* de H.M.S. Challenger. Or nous savons que les Ascidies contiennent du manganèse.

Ces connaissances modernes sur les activités biochimiques intenses du fond des mers nous confirment dans l'idée qu'une influence des ions libres doit agir tout particulièrement sur le développement des Ascidies. C'est ici qu'intervient l'importance de la séparation arbitraire que nous admettons entre les espèces de petite taille et les grandes espèces pour les Ascidies profondes. Les Ascidies naines incapables de se soulever au-dessus du sédiment subiraient une action chimique importante, due à la division du sédiment et à sa composition très particulière (action qui peut s'exercer soit directement, soit par l'ingestion de micro-organismes ayant absorbé des ions). Elles seraient alors freinées dans leur développement et leur évolution, au même titre que les Ascidies endopsammiques comme nous l'avons supposé dans le chapitre précédent. Au contraire, les Ascidies de grande taille, sur des vases aussi profondes mais soulevées sur de longs pédoncules ou tout simplement des animaux qui ont des siphons sur leur face supérieure, protégés par des lobes ou des systèmes filtrants, écartés du sédiment par l'épaisseur importante de leur corps, subiraient l'action directe des vases avec un effet amoindri. Les formes aberrantes que l'on rencontre chez ces espèces témoignent d'une évolution cette fois très poussée. La concentration des ions à quelques centimètres au-dessus du sédiment plus faible qu'à sa surface favoriserait alors le développement et la croissance des grandes Ascidies.

Le phénomène est très bien connu, dans le règne animal comme dans le règne végétal : un agent chimique favorable à une faible concentration peut devenir très nocif à une concentration légèrement supérieure. On peut appliquer ce principe aux Ascidies des grands fonds. Parmi les auteurs qui ont étudié ces animaux si particuliers, aucun n'a tenté d'interpréter l'étrangeté des formes ni la diversité morphologique. Nous n'avons jamais trouvé de références à ce sujet. Il est techniquement très difficile de prélever de l'eau à la surface même du sédiment et à une dizaine de centimètres au-dessus à de pareilles profondeurs pour effectuer des dosages très précis.

Source : MNHN, Paris

ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE (A.), 1928. — Northern and Arctic invertebrates in the collection of the swedish State Muscum. *Tunicata*, 3 *Molgulidae* and *Pyuridae*. *Kungl. Svenska. Vetensk. Akad. Handlingar*, ser. 3, **4**, n° 9, (4-101), 3 pl. Stockholm.

ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE (A.), 1938. — Ascidiacea *in Further zoological results of the Swedish Antartic expedition 1901-1903, under of the direction of Dr Otto Nordenskjöld*, **3**, n° 4, (1-54), 4 pl. Stockolm.

HARTMEYER (R.), 1912. — Die Ascidien der deutschen Tiefsee-Expedition. *Deutsch. Tiefsee-Exped.*, **14**, 3, (224-392), pl. 37 à 44.

HARTMEYER (R.), 1923-24. — Ascidiacea *in Danish Ingolf Expedition*, **2**, n° 7, (1-275).

HARTMEYER (R.) et MICHAELSEN (W.), 1927. — Zur Kenntnis phlebobranchiater und diktyobranchiater Ascidien. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, **13**, (157-194).

HERDMAN (W. A.), 1880-1881. — Preliminary report on the Tunicata of the Challenger expedition. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*. **10** et **11**, 1, (458-472), 2, (714-726), 3, (52-88), 4, (223-240).

HERDMAN (W. A.), 1882. — Report on the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-1876, *in* Thompson (C. W.) and Murray (J.). Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. *Zoology*, **6**, (1-296), 37 pl.

HERDMAN (W. A.), 1888. — id. *Zoology*, **6**, app., Part. I, **27**, (163 p.), 11 pl.

HERDMAN (W. A.), 1923. — Ascidiae simplices *in* Australasian antartic Expedition 1911-1914. *Scientific Rep. Ser. C, Zool. et Botany*, **3**, 3, (5-35), pl. 8 à 13.

MADSEN (F. J.), 1947. — *Octacnemus ingolfi* n. sp. an Atlantic representative of the peculiar Tunicale Family *Octacnemidae*. *Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kjöbenhavn*, **110**, (31-44), 1 pl.

MICHAELSEN (W.), 1904. — Die Stolidobranchiaten Ascidien der deutschen Tiefsee-Expedition. *Wiss. Ergeb. Deutsch. Tiefsee-Exped.* **7**, (183-260), 4 pl.

MILLAR (R. H.), 1955. — Ascidiacea *in* Reports of the swedish Deep-sea Expedition **2**, 4 s., 18, (223-236).

MILLAR (R. H.), 1957-59. — Ascidiacea *in Galathea report*, **1**, (189-209), 1 pl.

MILLAR (R. H.), 1964. — Ascidiacea : additional material *in Galathea report*, **7**, (59-62), 1 pl.

MOSELEY (H. N.), 1876. — On two new forms of Deep-sea Ascidians obtained during the voyage of H. M. S. Challenger. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 2, **1**, *Zool.*, (287-294), pl. 44.

OKA (A.), 1915. — Report upon the tunicata in the collection of the Indian Museum. *Mem. Ind. Mus.* **6**, (1-33), 5 pl.

RITTER (W. E.), 1907. — The Ascidians collected by the United States Fisheries bureau steamer *Albatross* on the coast of California during the summer of 1904. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **4**, (1-52).

SLUITER (C. P.), 1904. — Die Tunicaten der Siboga-expedition. 1 Die Sozialen und holosomen Ascidien. *Siboga Exp.*, **54** a, (1-139), 16 pl.

SLUITER (C. P.), 1914. — Les Tuniciers *in* Deuxième expédition Antarctique Française (1908-1910) — Documents scientifiques, (1-39), pl. 1 à 4.

VAN NAME (W. G.), 1912. — Simple Ascidians of the coasts of New England and neighbouring British provinces. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, **34**, (439-619), pl. 43 à 73.

VAN NAME (W. G.), 1945. — The North and South American Ascidians. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **84**, (1-476), 31 pl.

VINDGRADOVA (Nina G.), 1962. — Ascidiae simplices of the Indian part of the Antarctic *in* Biological results of the soviet antarctic expedition (1955-1958), 1. *Acad. Sc. U.S.S.R.* — Explorations of the fauna of the seas, **1**, 9, (196-215) (en Russe).

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE X

PLACE DES ASCIDIES INTERSTITIELLES DANS L'ÉVOLUTION GÉNÉRALE DES ASCIDIACEA

Toutes les fois que nous avons dû préciser des détails d'anatomie, de développement, d'embryologie, ou de mode de vie, nous avons été tentée de parler d'animaux évolués dans un chapitre, regressés dans l'autre. Maintenant que nos connaissances sur le groupe des Ascidies interstitielles ont été exposées, il nous semble nécessaire de faire le point sur un problème qui s'avère toujours délicat, et qui n'aboutit pas forcément à une solution définitive : celui de l'évolution.

Envisageons en premier lieu les caractères anatomiques, les plus faciles à étudier :

1) L'animal est symétrique chez les *Styelidae* (sauf pour le tube digestif qui l'est au départ, puis passe sur la face gauche), les gonades, la branchie, les endocarpes sont semblables des deux côtés. Chez les *Pyuridae*, la symétrie est altérée par la présence d'une seule gonade à droite, ainsi qu'une cavité incubatrice. Elle est plus nette chez *Molgula hirta*. Les Phlébobranches sont asymétriques, caractère normal pour les familles auxquelles elles appartiennent.

Donc il faut abandonner la symétrie comme caractère primitif, puisque l'on trouve les deux cas opposés.

2) Par contre, la simplification du tube digestif est plus constante mais là, nous devons séparer Stolidobranches et Phlébobranches. Chez les Stolidobranches, il n'y a ni complication de courbures, ni ornementations, ni variations de diamètre... Les plis et le cœcum pylorique des *Styelidae* représentent la forme la plus simple pour la famille, le foie des *Pyuridae* constitué de papilles isolées régulièrement réparties est un organe simple aussi, et la *Molgulidae* possède une boucle intestinale banale. Chez les Phlébobranches, au contraire, aussi bien pour *Dextrogaster* que pour *Psammascidia* l'intestin est différencié en plusieurs parties. Or, cette complication ne représente pas la structure commune des deux familles *Ascidiidae* et *Corellidae*. Nous avons à faire dans ce cas à deux facteurs importants : une convergence remarquable entre les deux genres d'Ascidies interstitielles, et une différenciation qui pourrait marquer un passage, ou un reste évolutif entre les Phlébobranches et une famille tout à fait différente et stoloniale, les *Perophoridae*.

Pour le tube digestif, il nous faut donc conclure à une structure primitive chez les Stolidobranches, et à un état soit évolué, soit régressé chez les Phlébobranches, mais nous pensons plutôt à un caractère évolué.

3) Les gonades des genres d'Ascidies mésopsammiques ne sont pas toutes caractéristiques de la famille à laquelle elles appartiennent. Les *Styelidae* à polycarpes arrondis hermaphrodites, sont banales à ce point de vue ainsi que la Molgule. Mais il en est tout autrement chez les *Pyuridae*.

Source : MNHN, Paris

Les gonades, dans cette famille, sont le plus souvent symétriques, la gonade gauche prenant place sur le tube digestif. Ici la gonade gauche a disparu. Mais la gonade droite au lieu de s'étaler et de s'appliquer sur le manteau, est rassemblée en une seule masse, bien isolée, étroitement appliquée à la branchie. Sa forme est très nettement définie dans chaque espèce et les conduits génitaux sont différenciés. Donc, dès maintenant, ces caractères permettent de dire que cette gonade est évoluée.

Chez les Phlébobranches il en est de même. La gonade est normalement diffuse sur la boucle intestinale. Or, celle de *Psammascidia* est divisée en lobes ♀ dans sa portion périphérique, réunis en une masse compacte au niveau de l'oviducte, tandis que les éléments ♂ restent en contact avec l'estomac et l'ovaire, sans s'y mêler. Il y a dans cette disposition une différenciation nette par rapport aux autres genres de la famille. De même chez *Dextrogaster* la gonade bien isolée à éléments ♂ et ♀ accolés mais séparés, l'oviducte dilaté en une cavité de maturation des œufs, montre une évolution par rapport au type moyen des *Corellidae*.

4) Enfin la branchie, point essentiel de la discussion, peut être interprétée dans un sens comme dans l'autre. Sans prendre position, on peut dire que dans tous les cas elle représente un stade jeune pour les spécimens de chaque famille, et cela pour les Stolidobranches comme pour les Phlébobranches. Aucune complication, aucune ornementation ne vient s'ajouter sur cette branchie. Nous avons vu précédemment que cette structure de larve était due probablement à une néoténie, due à l'intervention de facteurs physicochimiques du milieu.

Cette hypothèse d'individus jeunes, néoténiques parce qu'ils ont subi un arrêt de développement, est séduisante : elle correspond très bien aux dispositions morphologiques que l'on rencontre. Malheureusement, il est difficile de l'accorder avec les notions que l'on a sur l'évolution. D'après ce que nous venons de dire de la branchie, il faudrait considérer les Ascidies interstitielles comme des animaux extrêmement primitifs, situés à la base de chaque famille. Leur habitat commun, mais géographiquement très morcelé, très spécialisé, les isolerait par groupes dans une sorte d'endémisme (voir chapitre sur le milieu). En un sens, chaque genre d'Ascidie interstitielle serait proche d'un « archétype ».

Malheureusement, cette théorie très satisfaisante par sa simplicité se heurte à quelques critiques que l'on ne peut manquer de faire : comment considérer que cette néoténie est elle-même primitive ? Elle a toujours été admise comme un signe d'évolution dans tous les groupes animaux et elle ne peut être mise en doute pour les Ascidies interstitielles. Il y a là une contradiction importante.

Il deviendrait alors beaucoup plus simple et plus commode de dire que les caractères que nous avons considérés comme primitifs sont en réalité régressés. Mais il ne reste aucun signe d'une évolution antérieure de la branchie. Chez les animaux considérés comme évolués de nombreux stades du développement branchial sont condensés au départ. Au contraire, pour les Ascidies interstitielles, ils semblent développés. L'explication chimique, d'une action très active sur la vitesse de développement même si elle agit sur la branchie tout particulièrement, ne nous paraît pas tout à fait suffisante pour élucider le problème. Il faut penser que pour les autres organes, et en particulier pour les gonades il n'y a pas de structures primitives, mais bien au contraire des formations particulièrement évoluées,

Source : MNHN, Paris

beaucoup plus différenciées que dans la plupart des Ascidies fixées. Nous allons voir maintenant que cette évolution poussée du système reproducteur n'est pas simplement une forme et une disposition des gonades, mais qu'elle concerne tout le développement.

5) Les *Styelidae* et les *Pyuridae* sont incubatrices. Chez les premières les têtards sont fixés isolément dans des logettes creusées dans la paroi branchiale elle-même. Cela n'existe nulle part ailleurs. C'est une structure particulièrement bien adaptée, donc évoluée, puisque les œufs et les têtards se trouvent dans la position la plus favorable pour une bonne oxygénation Chez les *Heterostigma*, il existe une cavité incubatrice différenciée, limitée par un tissu parfaitement isolé, ce qui n'existe dans aucune autre *Pyuridae* sauf dans le g. *Cratostigma* très proche et qui vit aussi dans le sable, sans être interstitiel. Cette cavité incubatrice bien isolée constitue un véritable organe; il n'est vraiment pas possible de le considérer autrement que comme très évolué.

D'autre part, les larves après leur période d'incubation, dans les deux familles, ont perdu la faculté de nager. Au lieu d'être pélagiques ce qui représente le cas normal, elles sont benthiques. Là encore il faut se rendre à l'évidence d'une évolution non négligeable. C'est d'ailleurs l'opinion de Delamare Deboutteville (1960, p. 130).

D'autres facteurs plaident en faveur d'animaux évolués, par exemple le gonochorisme de *H. gonochorica*. Mais une discussion est possible à ce sujet, le cas reste exceptionnel. Des détails pourraient plus sûrement jouer un rôle : nous pensons par exemple aux tentacules des *Pyuridae*. Ils sont simples chez les Ascidies interstitielles et composés dans le cas général. Est-ce en faveur d'un animal primitif ou régressé ? Chez *H. gonochorica*, pour quelques exemplaires, les tentacules sont bifides. Il y a donc bien eu évolution ou régression puisqu'il existe au moins un intermédiaire. Là encore on pourrait invoquer la néoténie : les jeunes *Pyuridae* ont des tentacules simples.

Toute cette discussion à propos de la morphologie peut se résumer en deux éléments principaux et opposés : la structure primitive incontestable de la branchie, et la marque d'évolution avancée du système reproducteur.

Si la morphologie ne peut nous dire si les Ascidies interstitielles sont vraiment évoluées ou très primitives, l'écologie de ces animaux apportera peut-être quelques précisions par de nouveaux éléments de discussion.

Les Tuniciers sont fort anciens, bien qu'on ne les connaisse malheureusement pas à l'état fossile. Il serait pourtant très intéressant de savoir si les toutes premières Ascidies qui ont existé vivaient fixées sur les rochers, ou libres dans les sédiments meubles. Il est d'ailleurs possible que les deux cas aient été simultanés ou presque. Cependant, il y a une raison au moins qui nous incite à penser que les premières Ascidies étaient fixées : toutes les larves, qu'elles appartiennent aux ascidies simples de n'importe quelle famille, ou aux Ascidies composées, possèdent des organes de fixation qui entrent en action à la métamorphose. Quelle que soit la forme sous laquelle l'embryon se présente, têtards planctoniques ou larves anoures de certaines Molgules, ou encore têtards benthiques des Ascidies interstitielles, la métamorphose s'effectue quand l'animal se fixe, qu'il se libère ou non par la suite. Donc le stade fixé est tout à fait fondamental et ne souffre aucune exception chez les Ascidies

Source : MNHN, Paris

Si on imagine alors, à l'origine, une vie fixée des Ascidies, les formes libres en dériveraient, probablement de façon précoce, mais certainement à plusieurs époques successives, les divisions systématiques étant déjà constituées.

On pourrait admettre, mais nous rentrons ici dans le domaine des hypothèses, que les Ascidies interstitielles se seraient isolées séparément de chaque groupe systématique, au niveau de la famille. Elles auraient colonisé les milieux meubles grossiers et s'y seraient adaptées. Primitives au départ elles auraient évolué dans le sens de la famille mais inégalement pour tous leurs organes. Les conditions difficiles du milieu auraient provoqué à la fois leur néoténie, et une évolution indispensable du système reproducteur et musculaire. Les difficultés de survie les confinent obligatoirement dans des stations de faible extension et très éloignées les unes des autres. Cette survie en micro-milieux d'animaux d'origine ancienne et très inégalement répartis, fait penser aux « fossiles vivants ». L'interprétation est séduisante mais se heurte encore à de nouvelles critiques. Si l'hypothèse des fossiles vivants est admise, comment se fait-il que la faune d'Ascidies interstitielles soit si diversifiée, et qu'il existe un exemplaire au moins, adapté à la vie dans le sable dans chacune des familles d'Ascidies simples ?

En conclusion nous admettrons provisoirement que les Ascidies interstitielles proviennent des différentes familles d'Ascidies simples dès la constitution de leurs souches, qu'elles ont subsisté avec des caractères primitifs tout en subissant une évolution propre et une série de régressions, quant à la taille par exemple, la simplification ou à l'arrêt de la croissance de la branchie. Elles auraient acquis indépendamment, mais d'une façon convergente, la possibilité de se déplacer, d'incuber leurs embryons, et de se mettre en état de vie latente pendant une grande période de l'année.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

A la fin de cette étude morphologique, embryologique et écologique des Ascidies interstitielles découvertes par nous voici cinq ans (avec adjonction de quelques espèces nouvelles), il nous est possible de brosser un tableau des points essentiels qui contribuent à donner à ce groupe un caractère hautement original parmi les Tuniciers.

Diversité, adaptations et homogénéité profonde des Ascidies interstitielles.

Nous avons déjà signalé la diversité des genres d'Ascidies endopsammiques. Ils appartiennent à toutes les grandes familles d'Ascidies simples. Cette diversité dans la position systématique s'oppose à une convergence poussée de la morphologie.

Les Ascidies interstitielles forment deux groupes dont chacun possède un habitus commun. Cette division correspond d'une part, à des animaux à tunique épaisse et résistante, adhérente au manteau, dont le corps arrondi est muni de siphons opposés ou très éloignés l'un de l'autre, extrêmement contractiles. L'animal est libre, même si des rhizoïdes fixent quelques grains de sable : il peut se déplacer par rapport au sédiment environnant. A ce premier groupe appartiennent les *Styelidae*, les *Pyuridae* et les *Molgulidae*.

Un deuxième groupe est constitué d'Ascidies sans forme externe bien définie, à tunique molle et très transparente, reliée au manteau seulement au niveau des siphons. Immobiles, sans rigidité, ces animaux enrobent particllement dans leur tunique les particules minérales environnantes; les rbizoïdes n'existent pas. Leurs seuls mouvements consistent en une rétraction du corps à l'intérieur de la tunique qui ne change ni de forme, ni de place. Dans ce groupe nous trouvons les *Ascidiidae* et les *Corellidae*.

Ces deux types d'Ascidies interstitielles, d'allures très différentes correspondent à la grande coupure des Ascidies simples en deux ordres : les *Stolidobranchiata* pour les premières, les *Phlebobranchiata* pour les secondes.

Malgré la présence de deux aspects morphologiques, l'unité des Ascidies interstitielles est profonde et leurs adaptations à la vie dans les interstices conduisent à des convergences remarquables. Reprenons rapidement les modifications réalisées chez ces animaux par rapport à ceux des eaux libres :

— La taille est réduite, à un tel point que les organes sont souvent comprimés et déformés chez les adultes en dépit de leur simplification.

— La morphologie propre à chaque famille est abandonnée pour réaliser l'un des deux types dont nous venons de parler. Les convergences très poussées des habitus correspondent à des convergences dans l'organisation interne : disposition du tube digestif, du réseau musculaire, des tentacules, etc.

— Le moulage du corps sur la forme d'un interstice est réalisé grâce à une tunique molle ou déformable parce qu'elle suit la musculature.

Source : MNHN, Paris

— Le développement condensé et le petit nombre des jeunes existent dans les deux groupes d'Ascidies interstitielles.

— L'incubation est générale.

— La néoténie constante est indubitable quelle que soit l'espèce considérée.

— Les exigences écologiques sont identiques (granulométrie, propreté du sédiment, mobilité et courants d'eau, richesse en micro-organismes). Les stations de récolte, dans chaque région abritent plusieurs espèces.

Nous pouvons donc affirmer que toutes les espèces décrites au cours de ce travail sont réellement interstitielles et qu'elles ont réalisé des adaptations de même ordre pour coloniser le sable, mais en choisissant deux formes de résistance au lessivage du sédiment : soit le développement de la musculature et des rhizoïdes, soit leur prolifération tunicale assurant une fixation permanente. Ces différences, qui correspondent à des structures typiques des deux ordres Stolidobranches et Phlébobranches n'ont que peu d'importance. Chez les grandes Ascidies d'eau libre, il existe d'ailleurs des intermédiaires.

L'unité des Ascidies interstitielles s'oppose à la diversité des adaptations que l'on rencontre chez les autres Tuniciers. Les principales oppositions entre les animaux endopsammiques et les Ascidies qui étaient connues précédemment concernent essentiellement la néoténie, l'incubation, l'absence de larves planctoniques.

D'autre part la vie dans les interstices, pour le groupe d'animaux filtreurs le plus efficace représente un véritable tour de force.

Rôle des Ascidies interstitielles dans la compréhension des Ascidies en général.

— La branchie.

Toutes les études du développement branchial des *Pyuridae* et des *Styelidae* ont été fondées jusqu'à présent sur l'embryogenèse et la croissance de grandes espèces évoluées. La branchie des Ascidies interstitielles s'édifie lentement et se stabilise à un stade encore très primitif. Chez les grandes espèces, au contraire, les premiers stades sont escamotés ou se succèdent très rapidement par condensation du développement. L'étude des Ascidies interstitielles a permis d'observer la branchie depuis son origine en suivant tous les stades successifs de son évolution, ce qui n'avait jamais pu être réalisé.

La succession des stades jeunes a permis de mettre en évidence la différence fondamentale qui justifie au tout premier chef la séparation des deux familles *Styelidae* et *Pyuridae*. Les adultes sont pourtant assez proches les uns des autres, mais cette ressemblance entre les branchies des espèces communes n'est que superficielle et secondaire : une *Pyura* ou une *Styela* possèdent des sinus longitudinaux groupés en plis au-dessus d'une lame fondamentale percée de stigmates droits. Voyons maintenant comment s'explique cette structure finale.

Les *Pyuridae* interstitielles montrent l'ouverture successive de protostigmates selon un gradient antéro-postérieur, puis la spiralisation qui résulte de la coupure des premières perforations en six tronçons qui prolifèrent. Chaque spirale, puis chaque infundibula se situe sous un sinus longitudinal principal. Cette spirale formée d'un seul stigmate se découpe,

Source : MNHN, Paris

régulièrement ou non, de plus en plus fréquemment dans les espèces les moins primitives. On arrive ainsi à des infundibula dont le centre comprend toujours une spirale, mais dont la périphérie n'est plus constituée que de tronçons qui s'étendent entre les sinus longitudinaux et prennent l'allure de stigmates droits. Par la suite, chez les grandes espèces adultes, la spirale centrale arrive à disparaître complètement. Cependant, chez les jeunes des genres les plus évolués, on retrouve des spirales au sommet des plis branchiaux constitués de sinus longitudinaux secondaires venus s'ajouter au premier sinus fondamental.

Chez les *Styelidae*, au contraire, les protostigmates transversaux apparus comme chez les *Pyuridae*, se découpent simultanément en de très nombreux points. Chaque stigmate ainsi formé ne se spiralise pas, mais s'allonge dans le sens antéro-postérieur. La multiplication des stigmates s'effectue par cloisonnements transverses successifs, et allongement antéro-postérieur de chaque orifice. Les sinus longitudinaux se multiplient pour constituer des plis. Les stigmates des *Styelidae* sont donc fondamentalement droits.

La coupure systématique entre *Styelidae* et *Pyuridae* se trouve renforcée par l'étude des Ascidies interstitielles, mais ces dernières ont surtout servi à démontrer (1) l'unité profonde de la famille des *Pyuridae* qui n'avait jamais été entrevue.

Pour les autres familles, les Ascidies interstitielles apportent moins de renseignements. Elles rendent seulement compte, à l'état adulte, de la structure des jeunes de la même famille vivant en eau libre. Les très jeunes Phlébobranches interstitielles n'ayant pu être trouvées jusqu'à présent, aucune autre précision ne peut être donnée actuellement.

— Appareil reproducteur.

Si les Ascidies interstitielles montrent une structure branchiale extrêmement primitive, il en va tout autrement pour le développement.

Les *Styelidae* sont généralement ovipares. Dans le milieu psammique nous assistons au contraire à une incubation très particulière. Les œufs restent d'abord au voisinage de l'ovaire après la fécondation, puis au cours du développement, les têtards se rapprochent de la branchie et y creusent des sortes de logettes. Ils subsistent là jusqu'au début de leur métamorphose. Ce mode d'incubation n'a jamais été décrit.

Les *Pyuridae* interstitielles réalisent, elles aussi, un nouveau mode d'incubation. Après la ponte, les œufs sont accumulés dans une véritable cavité incubatrice, qui possède une paroi propre. Cette cavité existe chez un seul autre genre de *Pyuridae* : *Cratostigma*, mais il s'agit d'animaux enfouis dans le sable, très proches du genre *Heterostigma* et dont les jeunes sont très certainement interstitiels. Nous assistons donc ici à la formation d'un nouvel organe.

Les deux exemples que nous venons de donner témoignent d'une évolution très avancée. A un degré moindre un phénomène parallèle s'ébauche chez les *Ascidiidae* et les *Corellidae* interstitielles, qui incubent leurs œufs pendant un certain temps dans l'oviducte dilaté.

En dehors des particularités d'incubation des œufs et de développement condensé, rappelons ici le cas tout à fait aberrant de *Heterostigma*

(1) Monniot (C.), 1965. — Étude systématique et évolutive de la famille des *Pyuridae*. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, (Sous presse).

Source : MNHN, Paris

gonochorica, dont les individus sont mâles ou femelles. L'existence d'une espèce à sexes séparés est unique chez les Tuniciers. Le gonochorisme avait été supposé chez quelques *Polycitoridae* (Ascidies composées). Mais les études récentes démentent ces résultats. Notre nouvelle espèce, *Heterostigma gonochorica*, est donc la seule Ascidie qui ne soit pas hermaphrodite.

Importance des Ascidies interstitielles au point de vue évolutif.

Les Ascidies endopsammiques présentent à la fois des caractères très primitifs (la structure branchiale par exemple) et des caractères très évolués dans leur mode de reproduction.

A notre avis, on peut considérer qu'il s'agit bien d'espèces primitives, mais ces espèces, différenciées très tôt, auraient acquis séparément des caractères adaptatifs évolués, nécessaires à leur survie dans le milieu interstitiel. Ces adaptations ont d'ailleurs eu lieu dans le même sens que celles réalisées par tous les autres groupes interstitiels.

Il est curieux de remarquer que nos petites Ascidies appartiennent sans doute possible, à des familles déjà existantes. Il semble qu'elles se soient isolées dans ces familles au moment où celles-ci étaient déjà très nettement séparées les unes des autres. Tous les auteurs sont d'accord pour admettre une différenciation très ancienne des Tuniciers. Les Ascidies psammiques auraient donc eu tout le temps nécessaire pour s'adapter.

Il est fort probable que cette adaptation n'a pas eu lieu dans tous les sédiments meubles, mais seulement dans un type de sable très particulier, en raison de la différenciation déjà poussée de ces Ascidies au moment de la conquête du milieu meuble.

Nous avons la chance dans la famille des *Styelidae* de voir plusieurs intermédiaires dans l'adaptation à la vie psammique, avec des espèces qui vivent en profondeur dans le sable et y effectuent tout leur cycle, tandis que d'autres se rapprochent progressivement de la vie en eau libre. En partant de la surface du sable vers la profondeur nous trouvons tout d'abord de nombreuses espèces libres, posées sur le sédiment plus ou moins fin. Ensuite, nous rencontrons le genre *Cnemidocarpa* dont les individus adultes, plus gros, possèdent une partie de leur corps dans le sable, l'autre hors du sable; malheureusement, nous ne connaissons par les stades jeunes de ces formes. Un peu plus profondément se situent des espèces du genre *Polycarpa* (*P. pentarhiza*, *P. arnbackae*,) dont les jeunes ont la situation et la morphologie des *Psammostyela* tandis que les adultes se rapprochent de l'eau libre. En dernier lieu, nous trouvons le genre *Psammostyela* qui effectue la totalité de son cycle en profondeur dans le sédiment.

La série hypothétique que nous venons d'envisager n'a pas la prétention de représenter l'évolution de la famille des *Styelidae* dans les milieux meubles. On pourrait imaginer également la même série, mais en sens inverse.

Il est plus raisonnable de penser qu'il existe des intermédiaires entre les espèces franchement interstitielles et des espèces qui vivraient plus en surface du sable à l'état adulte. Mais cette hypothèse ne pourrait être vérifiée que sur des fonds accessibles en plongée. Il faudrait observer sur place s'il y a des jeunes dans les couches inférieures de sable et des individus de taille et de maturité croissante en remontant vers la surface du sédiment. Ce travail est assez difficile à entreprendre puisqu'il faudrait trouver une espèce en assez grande abondance, et facilement repérable dans le sable.

Source : MNHN, Paris

Emploi possible des Ascidies interstitielles par les différentes disciplines de la biologie.

Les recherches d'*embryogenèse* semblent particulièrement indiquées sur ce type de matériel ; l'incubation des têtards jusqu'à leur métamorphose, réunis dans une poche incubatrice ou isolés au contact de la branchie, permet d'obtenir tous les stades sans dispersion des animaux. Les artefacts dus aux élevages sont supprimés puisque l'adulte peut être fixé dès sa récolte. Les têtards ne subissent pas les conséquences d'un séjour en milieu artificiel.

Les conditions strictes de l'habitat permettent de reproduire un milieu voisin du milieu naturel et favorisent ainsi les expériences de *biochimie*. Toutes sortes d'influences peuvent être envisagées sur les jeunes comme sur les adultes. Les physiologistes qui se sont intéressés à un type d'organe : tunique, foie, organes excréteurs, gonades, système nerveux, peuvent tenter des analyses histochimiques après expérimentations, facilitées par le nombre réduit des cellules chez les Ascidies interstitielles.

Des études sur la *détermination du sexe* ou l'existence d'*hormones sexuelles* seraient à entreprendre parallèlement sur les individus hermaphrodites et l'espèce gonochorique.

Un sujet beaucoup plus moderne a été envisagé et nous allons en entreprendre maintenant l'étude. Il s'agit de la « *sex-chromatine* ». Cette substance encore mal connue existe dans tous les noyaux des cellules de mammifères et se présente différemment selon le sexe. Chaque tissu, quel qu'il soit, est orienté chez les vertébrés dans une voie mâle ou femelle. Les Ascidies, à la base des chordés, possèdent peut-être des substances nucléaires similaires. Il serait particulièrement intéressant de les rechercher dans divers organes, à la fois dans les espèces hermaphrodites et les espèces gonochoriques. Cette étude sera entreprise en collaboration avec des médecins.

Enfin, nous avons parlé longuement de *l'action des ions métalliques* sur la croissance des Ascidies. Les résultats acquis pour les grandes espèces d'eau libre devraient être vérifiés pour les Ascidies interstitielles. Ces expériences n'ont pas encore été entreprises pour plusieurs raisons : les difficultés d'élevage, la collaboration des biochimistes pour les dosages, la présence indispensable dans un laboratoire marin pendant une très longue période. Nous comptons cependant reprendre cette question plus tard.

Biogéographie des Ascidies interstitielles.

Celles-ci semblent liées aux sédiments grossiers, propres, meubles et situés dans des courants. La répartition, avec de pareilles exigences, est forcément discontinue. Les fonds peuplés par ces petites Ascidies se réduisent parfois à quelques dizaines de mètres carrés. Or, nous retrouvons les mêmes espèces dans des stations très éloignées. Comment un animal très adapté, exclusivement endopsammique pendant la totalité de son cycle, peut-il s'étendre dans la zone infralittorale essentiellement constituée de fonds où sa vie est impossible ? Comment admettre une évolution strictement parallèle en chaque point ? Il faut imaginer des séries d'hypothèses sur des transformations des fonds au cours des temps géologiques. Nous n'aborderons pas ces problèmes d'autant plus ardus que les fossiles n'existent pas.

La *biocénotique*, actuellement en pleine évolution, devrait nous amener à replacer les Ascidies interstitielles dans un ensemble faunistique avec

Source : MNHN, Paris

lequel elles auraient des relations réciproques. Malgré l'abondance de ces types de travaux, surtout dans le cas de milieux bien délinis, nous ne parlerons pas de faune associée aux Ascidies interstitielles. Dans un travail antérieur (1), nous avons donné la liste des espèces qui habitent le même milieu que nos Ascidies. Aucune n'a des exigences aussi strictes. Ces nombreuses espèces vivent aussi dans les sédiments grossiers, voisins qui ne contiennent pas d'Ascidies. Il n'y a donc pas d'association stricte entre les animaux. Ceux-ci sont beaucoup plus liés aux conditions du milieu qu'à une vie en commun. La nourriture des formes endopsammiques semble d'ailleurs similaire et n'est pas assez stricte pour agir dans les sables voisins.

Les facteurs physiques du sédiment jouent à notre avis un plus grand rôle.

Nous dirons seulement, avec beaucoup de précautions, que l'action filtrante des Ascidies interstitielles peut agir sur l'eau interstitielle. Mais la densité des populations est sans doute trop faible pour que ce rôle soit pris sérieusement en considération.

Inversement la microfaune du sable peut favoriser la vie des Ascidies en évitant le tassement du sédiment et en favorisant la circulation de l'eau. Mais, à notre sens, le seul rôle important de la faunule du sable est de débarrasser le sédiment d'un excès de bactéries par son mode de nutrition. Ce résultat a été vérifié expérimentalement. Mais ce rôle de la microfaune est le même, quelles que soient les espèces considérées.

Peut-on imaginer d'autres types d'Ascidies interstitielles ?

Nous n'avons étudié au cours de ce travail que les côtes européennes. Il est possible qu'il existe d'autres Tuniciers, plus primitifs ou beaucoup plus adaptés, dans des régions où les conditions climatiques diffèrent, là où les saisons n'existent pratiquement pas. Nous sommes malheureusement seule pour l'instant à avoir récolté des Ascidies interstitielles, et nous n'avons aucune idée de la faune qui peut vivre en zone tropicale. Il nous est cependant possible d'envisager un autre type d'Ascidies interstitielles dans les zones chaudes et dans l'hémisphère sud. En effet, ces régions, contrairement à celles de l'hémisphère nord, possèdent peu d'Ascidies simples comparativement à la diversité d'Ascidies composées qu'elles abritent. Il est possible de soupçonner l'existence de formes bourgeonnantes, agrégées en petites masses, appartenant à diverses familles d'*Aplousobranchiata* (Ascidies composées). Des formes stoloniales pourraient aussi coloniser des sédiments plus stables. Si elles existent, ces Ascidies supposent des conditions de milieu différentes de celles que nous avons envisagées jusqu'à présent, et une prospection systématique devra être entreprise. Nous espérons avoir l'occasion de poursuivre nos recherches dans ce sens.

(1) Monniot (F.), 1962. — Recherches sur les graviers à Amphioxus de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, 13, 2, (231-322).

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

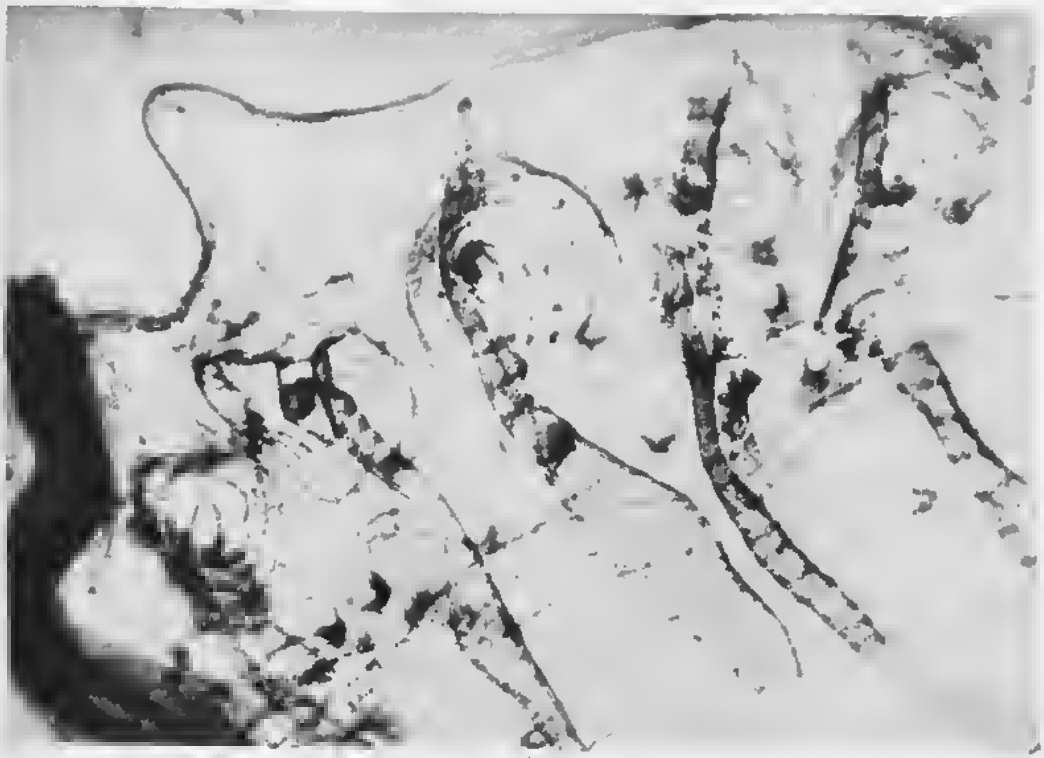
I à X

Source . MNHN, Paris

PLANCHE I

En haut à gauche : Psammostyela delamarei × 20; *en haut à droite : Heterostigma fagei* × 20; *en bas :* demi-branchie droite de *Heterostigma fagei.*

Source : MNHN, Paris



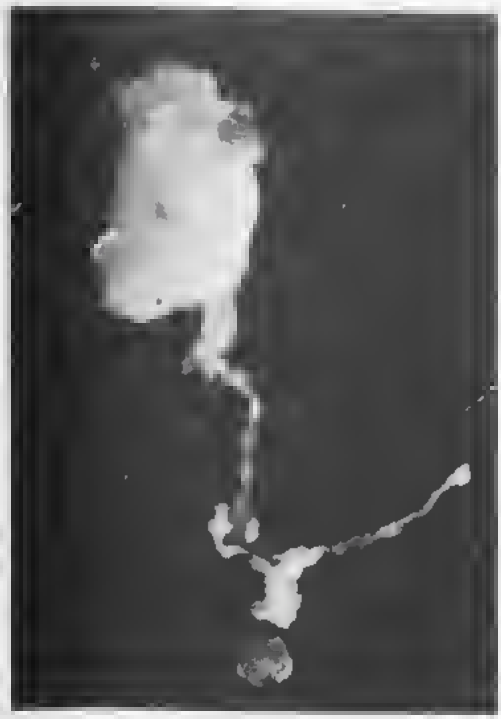
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

De gauche à droite et de haut en bas : trois stades successifs de développement de *Polycarpa arnbackae* × 20; individu de *Psamnascidia teissieri* débarrassé des grains de sable.

Source : MNHN, Paris



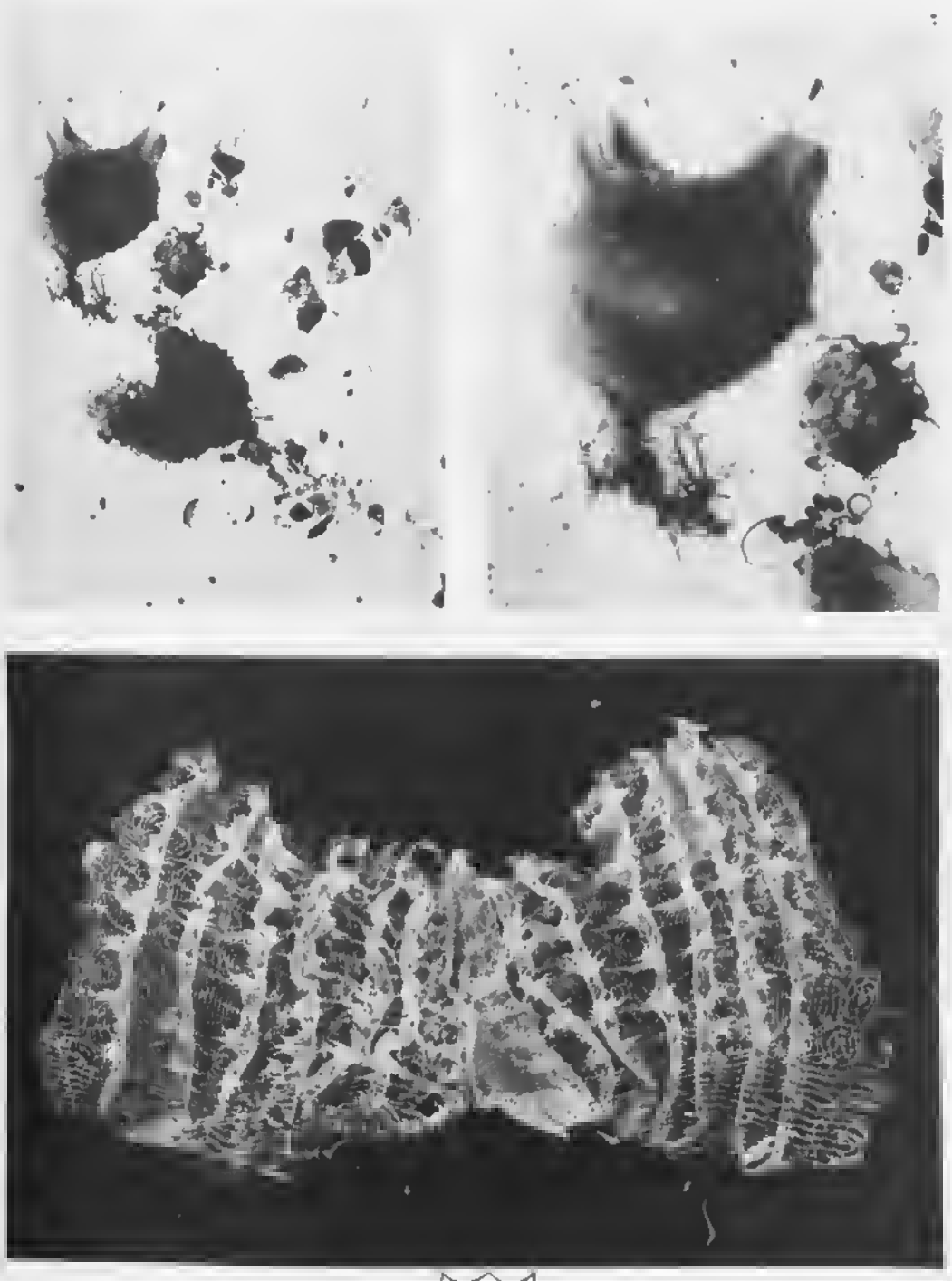
Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Heterostigma separ

En haut à gauche : deux adultes × 5, l'individu du bas émet des têtards par son siphon cloacal; *en haut à droite* : détail d'un individu et des têtards; *en bas* : branchie d'un adulte.

Source : MNHN, Paris



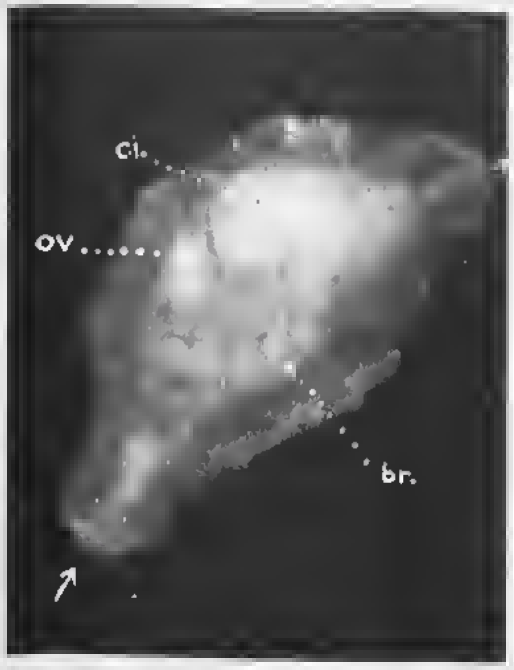
Source : MNHN, Paris

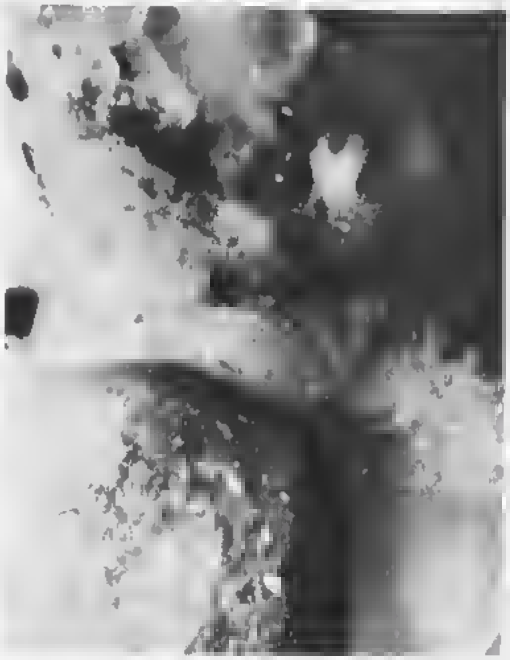
PLANCHE IV

Heterostigma gonochorica n. sp.

De gauche à droite et de haut en bas : femelle adulte × 20; disposition d'un siphon entre les grains de sable fixés sur la tunique; ampoules vasculaires de la tunique vues par transparence; coupe d'un têtard dans la cavité incubatrice.

Source : MNHN, Paris





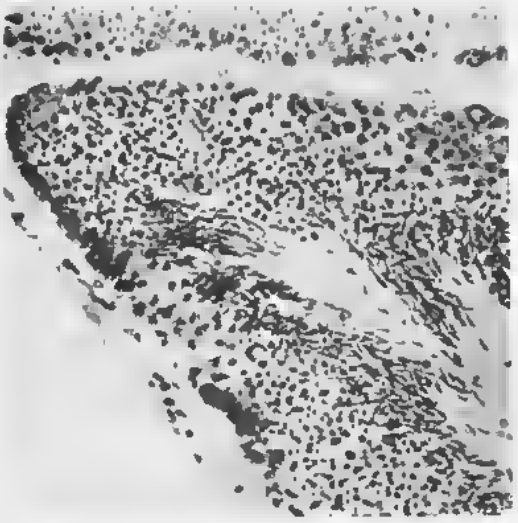
Source : MNHN, Paris

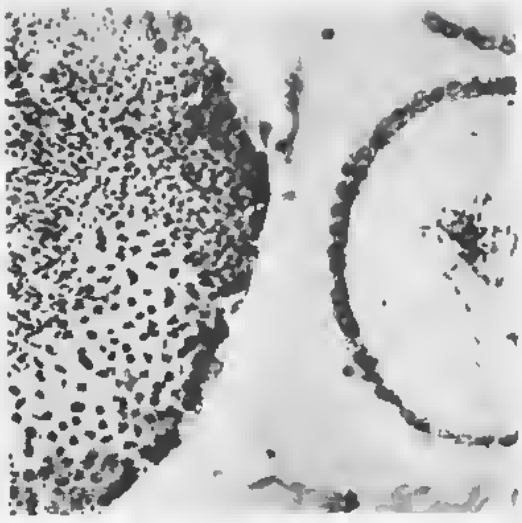
PLANCHE V

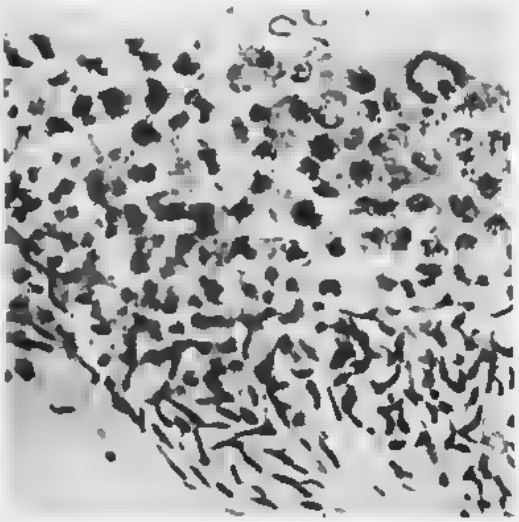
Heterostigma gonochorica n. sp.

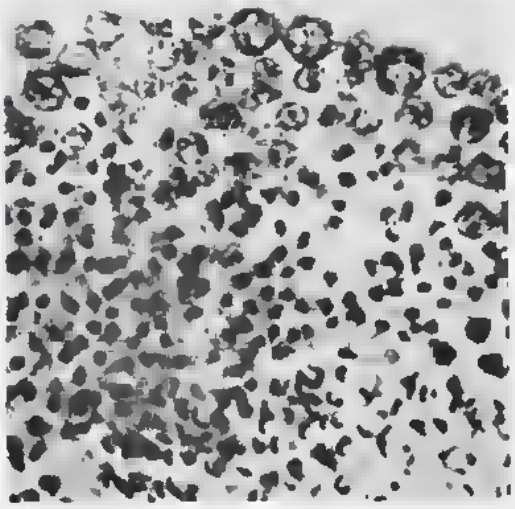
De gauche à droite et de haut en bas : un lobe testiculaire; bordure d'un lobe testiculaire et spermiducte contenant des spermatozoïdes; deux détails de la spermatogenèse; début de la formation de l'ovaire; développement de l'épithélium ovarien.

Source : MNHN, Paris









BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

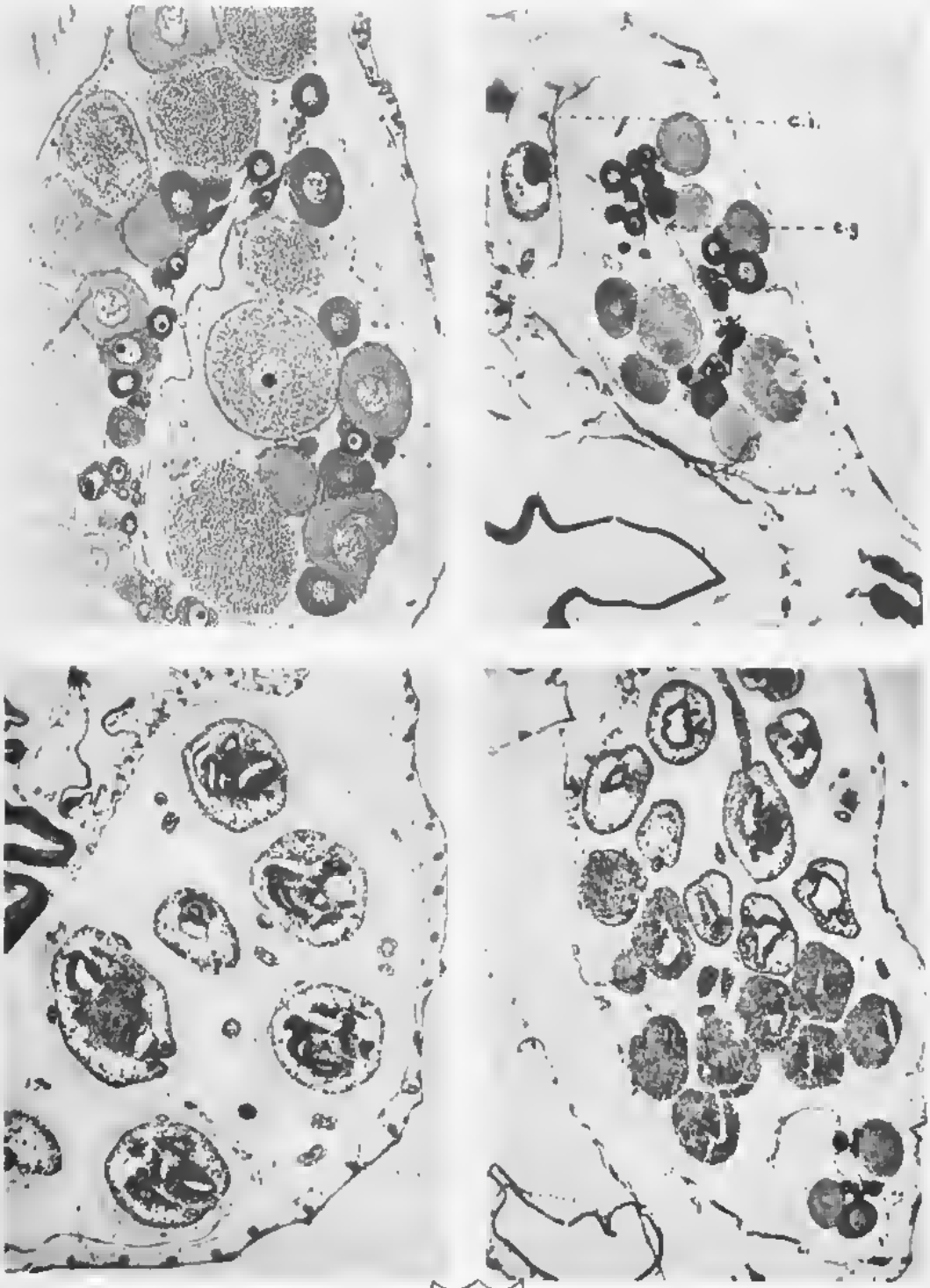
Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

Heterostigma gonochorica n. sp.

De gauche à droite et de haut en bas : ovaire mûr, *au centre* : l'épithélium germinatif; ovaire et début de la cavité incubatrice; ovaire surmonté de la cavité incubatrice et gradient d'évolution des têtards.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

Heterostigma gonochorica n. sp.

De gauche à droite et de haut en bas : testicule mûr; coupe *in toto* d'un très jeune mâle : on distingue deux lobules testiculaires prolongés par des canaux déférents ainsi que la branchie avec protostigmates et infundibula; détail de la glande hépatique montrant les deux types cellulaires et les globules de sécrétion; coupe d'un têtard dans la cavité incubatrice montrant la formation des fibres musculaires et l'épaisseur de la tunique.

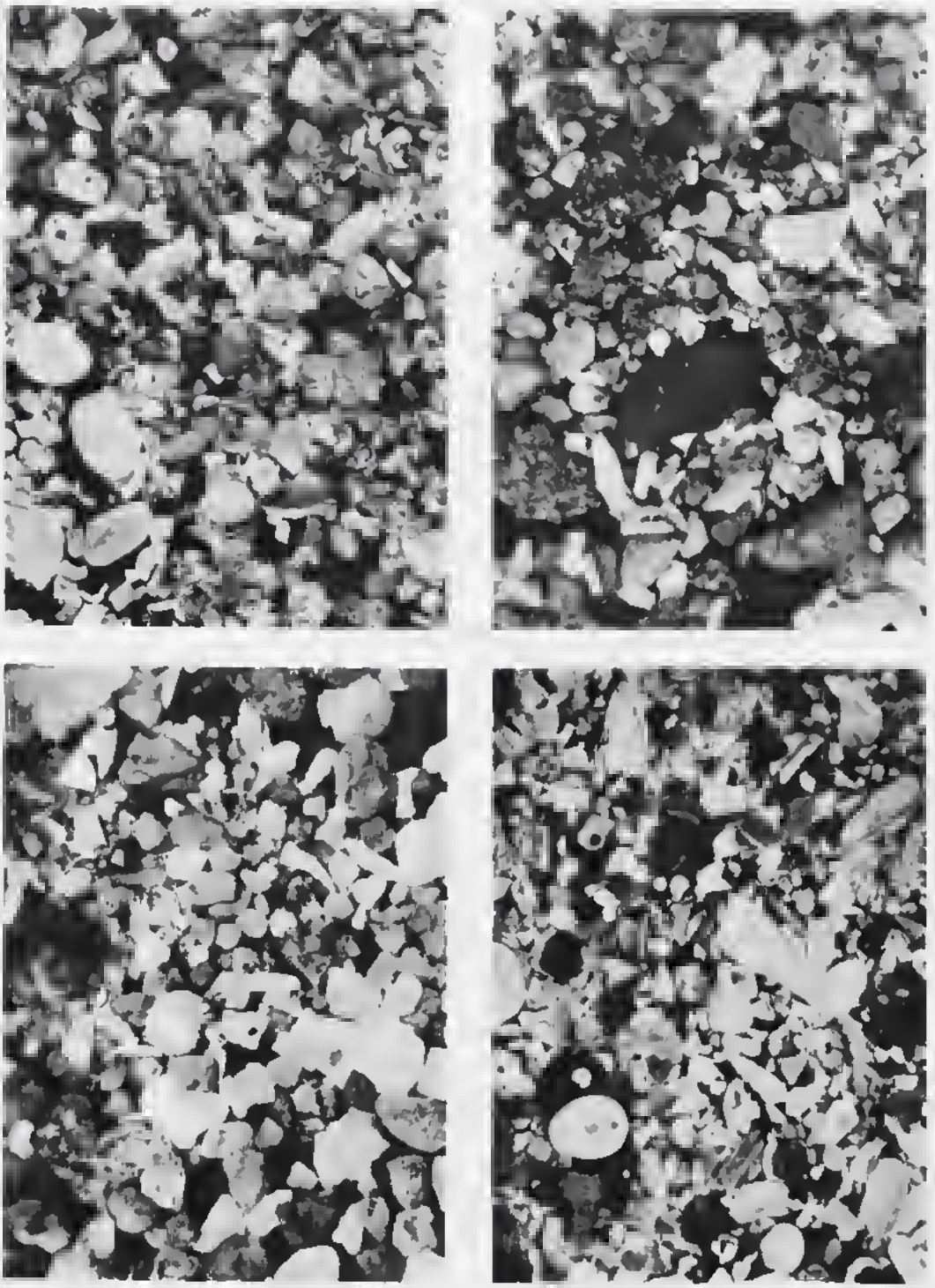
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

De gauche à droite et de haut en bas : sables des stations de Bonden; de Strommaranna; de Byxeskären (Suède) et d'Espegrend (Norvège).

Source : MNHN, Paris



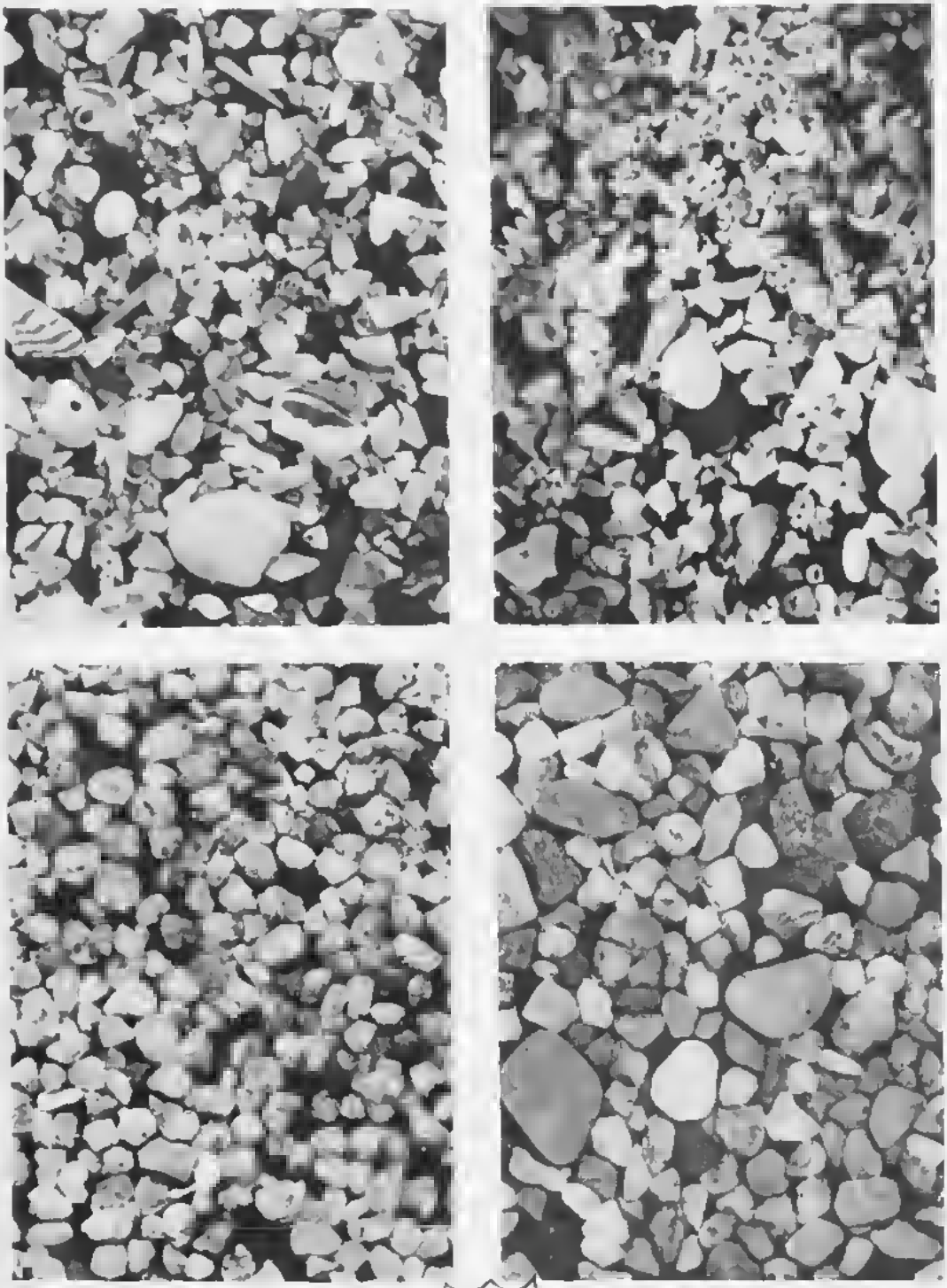
BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NAT. R.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

De gauche à droite et de haut en bas : sables des stations de Bloscon 12 m; de Bloscon 8 m; de Térenez (Roscoff) et de Fondachello (Sicile).

Source : MNHN, Paris

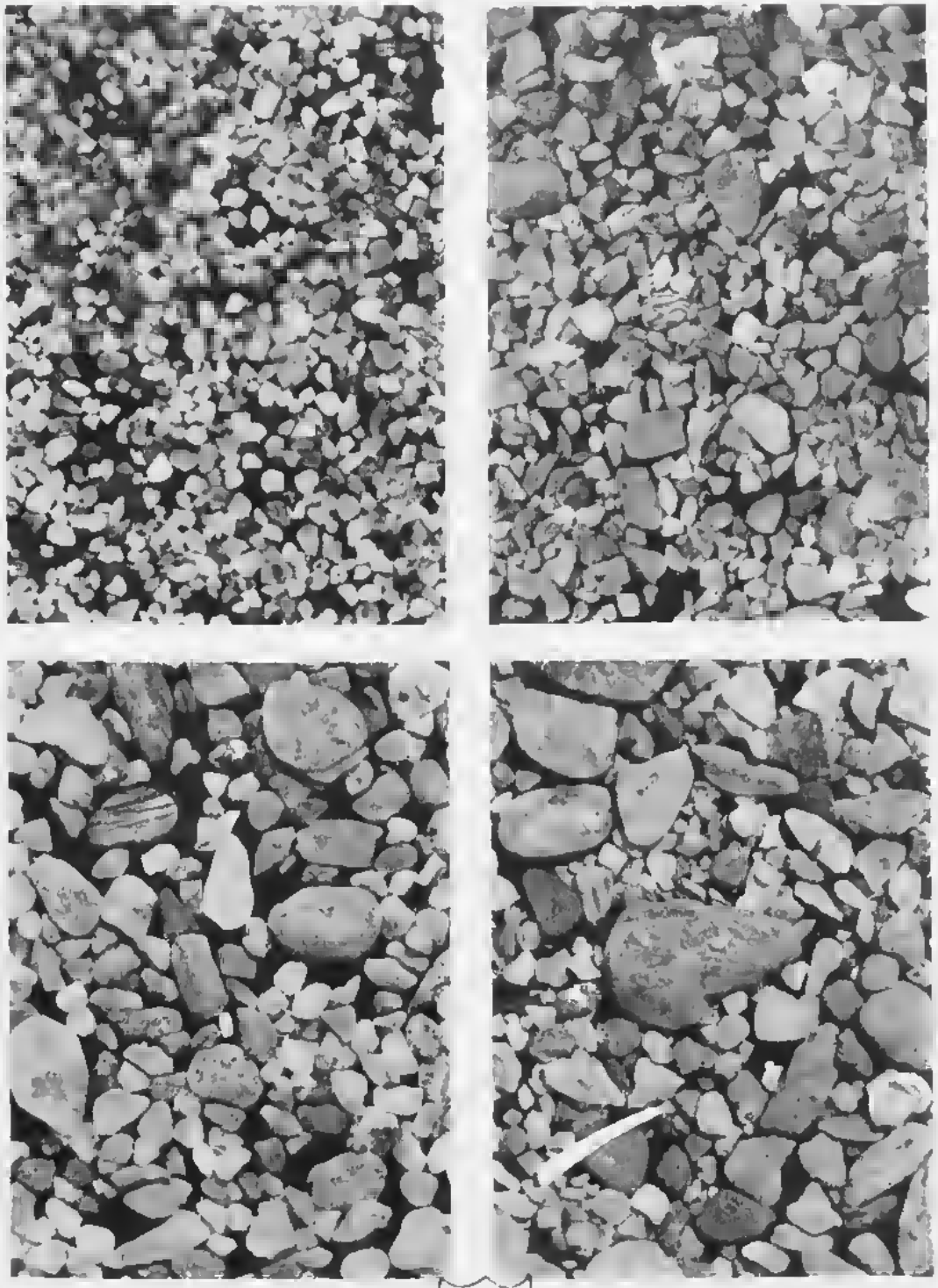


Source : MNHN, Paris

PLANCHE X

De gauche à droite et de haut en bas : Sables de Banyuls-sur-Mer des stations d'Argelès; d'Oullestreil; des Elmes et du Troc.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Achevé d'imprimer le 30 Septembre 1965.

Printed in France. *Le Directeur-Gérant :* Professeur CHABAUD.

58249. — Imp. LAHURE, 9, rue de Fleurus, Paris (6e).
Dépôt légal : 3e trimestre 1965.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris